

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

М. М. ГАЙДАРЖИ
В. В. НІКІТІНА
К. М. БАГЛАЙ

СУКУЛЕНТНІ РОСЛИНИ

анатомо-морфологічні особливості,
поширення й використання



**М. М. ГАЙДАРЖИ
В. В. НІКІТІНА
К. М. БАГЛАЙ**

СУКУЛЕНТНІ РОСЛИНИ

**(анатомо-морфологічні особливості,
поширення й використання)**

Навчальний посібник

УДК 582.573:7.047(075.8)

ББК 28.5лбяр73

Г14

Рецензенти:

канд. біол. наук, доц. В. А. Баданіна,

канд. біол. наук, доц. А. І. Прокопів,

канд. біол. наук О. А. Футорна

*Рекомендовано до друку вченою радою Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна
(протокол № 6 від 5 жовтня 2010 року)*

Гайдаржи, М. М.

Г14 Сукулентні рослини (анатомо-морфологічні особливості, поширення й використання) : навчальний посібник / М. М. Гайдаржи, В. В. Нікітіна, К. М. Баглай. – К. : Видавничо-поліграфічний центр "Київський університет", 2011. – 176 с.

ISBN 978-966-439-449-6

Підведено підсумки інтродукції сукулентних рослин у захищений ґрунт Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Наведено відомості з історії створення колекції, охарактеризовано її сучасний стан. Визначено місце сукулентів у рослинному світі, розглянуто їх природний ареал, анатомо-морфологічні особливості й можливості практичного використання. Дано характеристику основних родин, до складу яких входять сукулентні рослини, описано близько 70 видів із дев'яти родин.

Для ботаніків-інтродукторів, викладачів вищих навчальних закладів і студентів біологічних спеціальностей.

УДК 582.573:7.047(075.8)

ББК 28.5лбяр73

ISBN 978-966-439-449-6

© Гайдаржи М. М., Нікітіна В. В., Баглай К. М., 2011

© Київський національний університет імені Тараса Шевченка,
ВПЦ "Київський університет", 2011

ЗМІСТ

ВСТУП	5
-------------	---

РОЗДІЛ 1. Сукуленти в рослинному світі, їх природний ареал, анатомо-морфологічні особливості та походження	7
Палеонтологічні відомості	7
Місце сукулентних рослин у рослинному світі	10
Поняття "сукулентні рослини"	12
Таксономія сукулентних рослин	13
Фітоценотичні стратегії та життєві форми сукулентів	18
Анатомо-морфологічні особливості сукулентів	22
Поширення сукулентних рослин	36
Рідкісні та зникаючі види сукулентних рослин	39
Екологічні умови в місцях природного зростання сукулентних рослин	41
Особливості розмноження сукулентних рослин і перші етапи онтогенезу	43
Вегетативне розмноження	50
Натуралізація сукулентів	53

РОЗДІЛ 2. Характеристика основних родин, до складу яких входять сукулентні рослини	58
Клас Magnoliopsida	58
Порядок Caryophyllales	58
Порядок Violales.....	67
Порядок Cucurbitales	68
Порядок Euphorbiales	69
Порядок Saxifragales	72
Порядок Rurales	74
Порядок Vitales	76
Порядок Gentianales	76
Клас Liliopsida	81
Порядок Amaryllidales	81
Порядок Asparagales	87

РОЗДІЛ 3. Використання сукулентних рослин	
у природі та культурі	91
Cactaceae	91
Euphorbiaceae	95
Crassulaceae	96
Agavaceae	99
Asphodelaceae	100
Dracaenaceae	102
Dioscoreaceae	103
Burseraceae	103
Hyacinthaceae	103
Amaranthaceae	104
Portulacaceae	104
Сукуленти у фітодизайні	104
 РОЗДІЛ 4. Історія створення та характеристика	
колекції сукулентних рослин Ботанічного саду	
ім. акад. О. В. Фоміна	111
Характеристика видів сукулентних рослин,	
представлених у колекції Ботанічного саду	
ім. акад. О. В. Фоміна	116
 ЗАВДАННЯ	143
 ЛІТЕРАТУРА	145
 АЛФАВІТНИЙ ПОКАЖЧИК	153
 ДОДАТОК.....	161

ВСТУП

На земній кулі існує від 250000 до 300000 видів покритонасінних рослин, близько 4 % із яких становлять сукуленти (від латин. *succus* – сік – соковиті рослини). У процесі еволюції вони пристосувалися до життя в посушливих умовах, що спричинило певні морфологічні, анатомічні й біохімічні зміни в рослинах, якими ця еколого-морфологічна група вирізняється серед усього рослинного різноманіття.

Колекція сукулентів Ботанічного саду має свою історію. Автори посібника працюють у Ботанічному саду ім. акад. О. В. Фоміна й доклали багато зусиль, щоб зробити свій вагомий внесок у створення колекції, яка нині є найбільшою в Україні та країнах Східної Європи й налічує понад 2500 видів, різновидів, форм і сортів із 290 родів і 38 родин. Колекцію сукулентів створювали двома методами: родових комплексів, уведеним в інтродукцію відомим радянським ботаніком Ф. Русановим [61], і комплексу родин, запропонованим авторами даного посібника. Перший метод передбачає створення родових комплексів для вивчення морфології, життєвих форм та інших особливостей у межах окремого роду, другий – формування колекції рослин із різних родин і класів, що відображають усе різноманіття певної еколого-морфологічної групи.

Із часом накопичилось багато матеріалів із морфології, систематики, географії та практичного використання сукулентів, що викликало необхідність викласти їх у навчальному посібнику. У книгу увійшли матеріали наукових досліджень, проведених на базі колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна, щоб на її прикладі продемонструвати місце сукулентів серед інших представників рослинного світу.

Перший розділ присвячено загальній характеристиці еколого-морфологічної групи сукулентів. Викладені тут матеріали можна рекомендувати як додаткові при підготовці студентами модуля з "Морфології рослин", вивченні спецкурсів "Еволюцій-

на морфологія рослин" та "Еволюційна анатомія рослин". У другому розділі охарактеризовано найвідоміші родини, до яких належить найбільша кількість сукулентів. Матеріали розділу можуть стати в нагоді при засвоєнні спецкурсів "Систематика Дводольних" та "Систематика Однодольних". Третій розділ присвячено використанню сукулентів у культурі народів світу. Він важливий для засвоєння спецкурсів "Ботанічне ресурсознавство" та "Основи фітодизайну та декоративної флористики". У четвертому розділі наведено матеріали з історії створення колекції сукулентних рослин Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна й короткі морфологічні характеристики окремих видів.

Ілюстрації та фотографії зроблено переважно авторами посібника. Рис. 13, 14 наведені за Роулі (Rowley, 1978); 16, 17 – виконані М. А. Брюквіною.

РОЗДІЛ 1

СУКУЛЕНТИ В РОСЛИННОМУ СВІТІ, ЇХ ПРИРОДНИЙ АРЕАЛ, АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ТА ПОХОДЖЕННЯ

Палеонтологічні відомості

Викопні рештки сукулентних рослин досі не було знайдено. Це пояснюється тим, що сукуленти накопичують багато води у тканинах і кількість у них сухої речовини на одиницю площі значно менша, ніж у більшості рослин. До того ж у кам'янистих і піщаних ґрунтах органічні рештки рослин зберігаються гірше, ніж у відновлювальних і анаеробних умовах гумідних ґрунтів.

У сучасній ботанічній літературі переважає гіпотеза відомого російського ботаніка М. І. Голенкіна про виникнення покритонасінних рослин у відносно аридному кліматі. Викопні рештки стародавніх покритонасінних знайдено в Південній Африці та Південній Америці у відкладеннях крейдяного періоду мезозойської ери (близько 120 млн років тому), і саме на цей період припадає найбільша аридизація клімату (табл. 1). Мабуть саме тоді розпочався процес пристосування рослин до несприятливих умов і створилися передумови виникнення сукулентів. Про давність походження явища сукулентності свідчить і той факт, що представники деяких родин зустрічаються на кількох континентах, утворених зі стародавнього материка Гондвани, який існував у палеозойську й мезозойську ери в Південній півкулі Землі. До складу Гондвани входили території сучасних континентів і півостровів: Африки, Австралії, Південної Америки, п-овів Аравійського та Індостану.

Таблиця 1

Походження покритонасінних рослин

Ера	Період	Ізотопне датування (млн років)	Явище
Кайнозой	Антропогенний	1,8	
	Неогеновий	25 ± 2	
	Палеогеновий	66 ± 3	
Мезозой	Крейдяний	136 ± 5	Поява покрито-насінних рослин
	Юрський	$190-195 \pm 5$	
	Тріасовий	230 ± 10	Початок розпаду Гондвани
Палеозой	Пермський		
	Кам'яновугільний		
	Девонський		Поява в прибережній зоні перших наземних рослин
	Силурійський		
	Ордовіцький		
	Кембрійський	570 ± 20	

Наприклад, сукулентні представники родини Crassulaceae поширені в Америці, Африці, на Канарських о-вах, о. Мадагаскар і в Євразії; родини Aizoaceae – в Африці, Австралії, окремі види – в Америці й на Азійському континенті (Аравійський п-ів); Asclepiadaceae – в Африці, Азії (Індостан) та о-вах Ява, Ямайка, Нова Гвінея; Asphodelaceae – в Африці, Австралії, на о. Мадагаскар; рослини роду *Sansevieria* (Dracaenaceae) – в Африці, Азії (Індостан); роду *Anacampseros* (Portulacaceae) – в Африці, Австралії; роду *Euphorbia* (Euphorbiaceae) – в Африці, на о. Мадагаскар, в Америці (переважно Північній), Середземномор'ї, на п-ові Індостан. Представники родини Sactaceae є в Південній і Північній Америці, на о. Мадагаскар і в Азії (о. Шрі-Ланка), хоча деякі дослідники вважають, що на о. Мадагаскар і в Азію ці рослини занесено людиною. Як приклад наведемо карти-схеми ареалів кількох родів (рис. 1–4).



Рис. 1. Ареал видів роду *Kalanchoe* (Crassulaceae)



Рис. 2. Ареал видів роду *Ceropegia* (Asclepiadaceae)

Отже, походження сукулентності дуже давнє, воно збігається з періодом виникнення покритонасінних рослин, хоча в деяких родин (Cucurbitaceae, Burseraceae, Vitaceae) сукулентність з'явилася набагато пізніше внаслідок змін клімату, що відбувалися на різних континентах упродовж усієї кайнозойської ери.



Рис. 3. Ареал видів роду *Sansevieria* (Dracaenaceae)



Рис. 4. Ареал сукулентних видів роду *Euphorbia* (Euphorbiaceae)

Місце сукулентних рослин у рослинному світі

У ботаніці існують класифікації рослин за різними ознаками, починаючи з утилітарної систематики, коли рослини класифікували за корисними для людини властивостями (їстівні, лікарські, технічні), і до філогенетичних систем А. Енглера, Дж. Хатчінсона, А. Тахтаджяна [67]. Однією з допоміжних є екологічна класифікація, пов'язана з реакцією рослин на такі важливі фактори як світло, вода, температура тощо. За ставленням до води рослини поділяють на гігрофіти, гідрофіти, мезофіти, ксерофіти тощо. Зупинимось на ксерофітах.

Термін *ксерофіт* походить від грецьких слів "херо" – сухий і "phito" – рослина, тобто це рослини посушливих місцевостей. Вони спроможні витримувати високі температури навколишнього середовища й недостатню кількість вологи. Серед ксерофітів виділяють:

Геміксерофіти, що мають добре розвинену кореневу систему й високий рівень транспірації. Ці рослини інтенсивно, як насосом, підіймають воду на поверхню. Однак вони дуже погано переносять зневоднення клітин (верблюжа колючка, деякі представники роду *Salvia*).

Евксерофіти витримують зневоднення завдяки високій в'язкості протоплазми, що дозволяє утримувати воду й уповільнювати процеси метаболізму (*Artemisia*).

Пойкілоксерофіти витримують зневоднення й перегрівання. За недостатньої кількості вологи уповільнюються процеси метаболізму й рослини перебувають у стані, подібному анабіозу (деякі види роду *Selaginella*).

До ксерофітів належать і **сукуленти** – рослини, що накопичують вологу у спеціалізованих водоносних тканинах, жаростійкі, мають високу в'язкість протоплазми.

Для більшості ксерофітних рослин, окрім згаданих особливостей, характерні також редукція листків, потовщення кутикули, наявність опушення чи воскового нальоту на поверхні листків чи стебел, зменшення кількості продихів на одиницю поверхні або заглиблення їх у крипти тощо. Усі ці пристосування допомагають рослинам зменшити випаровування води й вижити в несприятливих умовах.

Середовище існування ксерофітів – аридні й напіваридні зони земної кулі або окремі ніші, умови в яких подібні до таких зон. Аридний клімат визначають як клімат, при якому кількість випаровування води з поверхні ґрунту і транспірація в рослин переважають над середньорічною кількістю опадів, тобто рослини відчують більшу або меншу нестачу вологи у ґрунті й повітрі, різкі зміни добової температури (висока вдень і відносно низька вночі). При уважному спостереженні за квітковими рослинами побачимо, що більшість із них мають хоча б одну ксероморфну ознаку: опушення на кореневищах або кутикула на

вайях у папоротей, філодії й філокладії в австралійських акацій, восковий наліт на листках злаків тощо.

Виникає питання: який напрям еволюції притаманний ксерофітним рослинам: арогенез (ароморфоз) чи алогенез? *Ароморфоз* – це прогресивне явище в рослинному світі, що спричиняє якісні зміни групи організмів і появу нових таксонів високого рангу. *Алогенез* – пристосування до виживання в конкретних умовах певного середовища. Відповідь тут однозначна. Для ксерофітних рослин і сукулентів зокрема притаманний алогенез – напрям еволюції, властивий групі організмів, що веде до зміни одних пристосувань іншими, але загальний рівень їх організації залишається таким самим. Вияв алогенезу в адаптаційних пристосуваннях називають *ідіоадаптацією*.

Отже, сукуленти – це еколого-морфологічна група рослин, що належать до ксерофітів і вирізняються наявністю в листках або стеблах водоносної тканини. Такий напрям еволюції називають алогенезом.

Поняття "сукулентні рослини"

Термін *сукулент* (від лат. *succulentus* – соковитий) різні дослідники трактують неоднозначно. Більшість вважають, що сукуленти – рослини із соковитими листками або стеблами. Розрізняють листові та стеблові сукуленти, залежно від розміщення водоносної паренхіми.

Деякі вчені виділяють дві групи сукулентних рослин – 1) неспеціалізовані, у яких процеси фотосинтезу та збереження води перебігають в одних і тих самих тканинах; 2) спеціалізовані, у яких ці функції здійснюються в різних тканинах (хлорофілоносна й водоносна паренхіми). Спеціалізована (водоносна паренхіма) характерна для листових, а неспеціалізовані тканини – для стеблових сукулентів, у яких клітини первинної кори й серцевини виконують водозапасливу функцію.

Системний підхід до сукулентів дає змогу розрізняти їх за такими ознаками: морфологічною – наявністю водоносної паренхіми; фізіологічною – САМ-тип метаболізму (англ. – *Crassulacean acid metabolism*); екологічною – посухостійкістю й можливістю існувати в умовах періодичної відсутності вологи.

Отже, сукуленти – це еколого-морфологічна група рослин, що мають водоносну паренхіму в листках або стеблах і САМ-тип метаболізму, завдяки чому можуть існувати в умовах періодичної відсутності вологи.

Таксономія сукулентних рослин

За літературними джерелами сукулентні рослини належать більш ніж до 50 родин з обох класів відділу Magnoliophyta – Magnoliopsida та Liliopsida. Усього ж сукулентами є близько 10000 видів і внутрішньовидових таксонів рослин. Перелік родин, що містять сукулентні рослини, та їх кількість у кожній родині наведено в табл. 2.

У класі Magnoliopsida сукуленти належать до 7 підкласів, 29 порядків і 43 родин, у класі Liliopsida – до 1 підкласу, 5 порядків і 9 родин. Найбільша кількість родин із сукулентними рослинами належать до підкласів Rosidae (13), Dilleniidae (12) і Caryophyllidae (11), але більшість видів сукулентів (близько п'яти тисяч) характерна для останнього підкласу. Серед усіх родин шість представлено лише сукулентними рослинами: Aizoaceae, Cactaceae, Didiereaceae, Fouquieriaceae, Crassulaceae та Agavaceae. В інших родинях кількість сукулентів може коливатися від 30–35 до менш ніж 1 % (див. табл. 2).

Таблиця 2

Перелік класів, підкласів, родин, порядків,
до яких належать сукулентні рослини

Підклас	Порядок	Родина	Обсяг родини		Загальна кількість сукулентів у родині	
			Родів	Видів	Родів	Видів
Клас Magnoliopsida						
Magnolliidae	Piperales	Piperaceae	9	3100	1	13
Ranunculidae	Ranunculales	Menispermaceae	67	400	1	1

Підклас	Порядок	Родина	Обсяг родини		Загальна кількість сукулентів у родині	
			Родів	Видів	Родів	Видів
Caryophyllidae	Cariophyllales	Aizoaceae	130	1200	130	1200
		Cactaceae	200	2200–2800	200	2200–2800
		Didiereaceae	4	11	4	11
		Portulacaceae	30	600	5	100
		Molluginaceae	13	100	1	6
		Basellaceae	3	20	6	12
		Chenopodiaceae	105	1600	1	1
		Phytolaccaceae	16	75	1	1
Dilleniidae	Violales	Passifloraceae	16	650–700	2	17
		Violaceae	29	900	1	1
	Fouquieriales	Fouquieriaceae	2	11	2	11
	Cucurbitales	Cucurbitaceae	90	700	19	41
	Begoniales	Begoniaceae	5	950–1000	1	3
	Urticales	Moraceae	53	1400	2	24
		Urticaceae	45	850	1	8
	Euphorbiales	Euphorbiaceae	300	7500	7	800
	Capparales	Brassicaceae	380	3200	1	2
	Moringales	Moringaceae	1	4	1	4
	Batales	Bataceae	1	2	1	1
	Malvales	Bombacaceae	30	200	4	11

Підклас	Порядок	Родина	Обсяг родини		Загальна кількість сукулентів у родині	
			Родів	Видів	Родів	Видів
Rosidae	Saxifragales	Crassulaceae	35	1500	35	1500
	Rutales	Anacardiaceae	80–85	600	1	1
		Burseraceae	20	500–550	2	5
		Zygophyllaceae	22	220	2	2
	Geraniales	Geraniaceae	5	750	2	37
		Oxalidaceae	6	900	1	5
	Vitales	Vitaceae	12	700	2	17
	Aralidales	Araliaceae	80–85	800–850	1	3
	Fabales	Leguminosae	650	18000	1	1
	Balsaminales	Balsaminaceae	4	600	1	2
	Celastrales	Icacinaceae	56	400	2	4
Gentiananae	Gentianales	Apocynaceae	300	1500	3	28
		Asclepiadaceae	250	3000	32	500
		Rubiaceae	500	6500	2	4
Laminidae	Lamiales	Labiatae	200	3500	3	9
	Scrophulariales	Gesneriaceae	125	2500	1	1
		Scrophulariaceae	300	5000	2	2
	Convolvulales	Convolvulaceae	55	1650	1	2
	Campanulales	Campanulaceae	50	950	1	2

Підклас	Порядок	Родина	Обсяг родини		Загальна кількість сукулентів у родині	
			Родів	Видів	Родів	Видів
Asteranae	Asterales	Asteraceae	1300	20000– 25000	9	100
Клас Liliopsida						
Liliidae	Amaryllidales	Asphodelaceae	46	1450	16	500
		Hyacinthaceae	40	900	1	2
		Agavaceae	10	400	10	400
		Amaryllidaceae	60–65	900	1	2
	Asparagales	Dracaenaceae	2	130	1	30
		Nolinaceae	3–4	50	2	9
	Dioscoreales	Dioscoreaceae	5	650	1	6
	Commelinales	Commelinaceae	47	700	2	5
	Bromeliales	Bromeliaceae	51	2100	5	21

Сукуленти – це еколого-морфологічна група рослин, що пристосувалися у процесі еволюції до виживання в умовах недостатньої кількості вологи (аридний і напіваридний клімат) у ґрунті й повітрі завдяки накопиченню води у водоносній тканині. Зрозуміло, що суворість умов може бути різною залежно від місць зростання окремих рослин. Наприклад, у пустелі Калахарі в Південно-Африканській Республіці (ПАР) кількість опадів не перевищує 250 мм на рік, а посушливий період може тривати майже рік; у районі Квазулу-Натал (ПАР) кількість опадів може досягати 750 мм на рік

і посушливий період значно коротший. Зрозуміло, що в пустелі Калахарі ростуть види сукулентів, більш пристосовані до виживання в посушливих умовах. Межі цієї групи нечіткі. Час від часу до сукулентів додають (виключають) види рослин тієї чи іншої родини.

Наприклад, невизначеним залишається положення роду *Welwitschia* з родини Welwitschiaceae, яка є вузьким ендеміком південно-західної провінції ПАР, але не має яскраво вираженої водоносної паренхіми. Невизначено належність значної кількості видів родини Orchidaceae до сукулентів, хоча вони мають потовщені листки й туберидії, а також САМ-тип метаболізму.

Усі дослідники погоджуються з належністю до сукулентів рослин родин Cactaceae, Crassulaceae, Agavaceae, Aizoaceae, Didiereaceae; групи родів із родин Asclepiadaceae (*Stapelia*, *Huernia*, *Caralluma*, *Echidnopsis*), Asphodelaceae (*Aloe*, *Haworthia*, *Gasteria*), Euphorbiaceae (*Euphorbia*, *Monadenium*); окремих родів із родин Portulacaceae (*Anacampseros*, *Portulacaria*), Аросунaceae (*Pachypodium*, *Adenium*), Nolinaceae (*Nolina*); окремих видів із родин Asteraceae (*Senecio*, *Othonna*), Cucurbitaceae (*Kedrostis*, *Momordica*), Vitaceae (*Cissus*), Burseraceae (*Bursera*, *Commiphora*), Passifloraceae (*Adenia*), Moraceae (*Dorstenia*, *Ficus*).

Рослини з деяких родин, наведені у табл. 2, є одно- або дворічними: *Caulanthus* (Brassicaceae), *Roderia*, *Pedaliium* (Pedaliaceae), *Hypertelis* (Molluginaceae) тощо. Ці рослини не завжди вважають сукулентами. Адже їх пристосування до несприятливих умов у першу чергу полягає не у збереженні води, а в якомога швидшому проходженні всіх стадій онтогенезу. Різниця полягає ще й у тому, що багаторічні рослини період посухи переживають завдяки накопиченій волозі, а однорічні – у вигляді насіння. Тому до всіх означень сукулентів як окремої еколого-морфологічної групи рослин необхідно додати слово "багаторічні".

Отже, сукулентами на сьогодні вважають представників класів Magnoliopsida та Liliopsida, що належать до 34 порядків, 50 родин і близько 10000 видів. За систематичним складом це дуже різноманітна група рослин.

Фітоценотичні стратегії та життєві форми сукулентів

Під *життєвою (еколого-фітоценотичною) стратегією* Л. Раменський [62] розумів сукупність пристосувань у рослин, що забезпечують їм можливість існувати разом з іншими організмами й посідати певне місце в певному біоценозі. За Раменським – Граймом [62] усі рослини поділяються на три типи: *віоленти* – конкурентоспроможні рослини (C); *експлеренти* – рослини, що захоплюють ту або іншу місцевість після порушень рослинного покриву на нетривалий час (R); *патієнти* – рослини, стійкі до несприятливих факторів середовища (S). Крім цього, існують мішані типи стратегій: CR, CS, SR, CRS. Сукулентні рослини здебільшого належать до патієнтів, але є окремі групи з мішаними типами стратегій. Наприклад, деревні рослини родів *Opuntia* та *Cereus* (Cactaceae), а також сукулентні *Euphorbia* часто домінують у природних місцезростаннях (напівпустелі, савани) завдяки стійкості до несприятливих умов навколишнього середовища. Для них характерна CS-стратегія. Деякі представники родини Crassulaceae (*Kalanchoe*) поводяться на початкових етапах онтогенезу як експлеренти, а згодом – як патієнти. Для них характерна SR-стратегія.

Б. О. Юрцев запропонував систему типів стратегій, засновану на інтенсивності та стійкості продукційного процесу в рослин і поділив їх на чотири типи: висока інтенсивність метаболізму й низька стійкість у природних умовах – спринтер; низька інтенсивність і висока стійкість – стаєр; високі інтенсивність і стійкість; низькі інтенсивність і стійкість до умов навколишнього середовища. Згідно із цією концепцією сукулентні рослини є стаєрами й мають низьку інтенсивність метаболізму при високій стійкості до несприятливих факторів середовища.

Життєві форми сукулентних рослин досить різноманітні. За класифікацією К. Раункієра [95] вони поділяються на: *фанерофіти* (бруньки відновлення розташовані високо над поверхнею ґрунту протягом усього року) – *Cereus*, *Euphorbia*, *Rhipsalis*, *Cissus*, *Aloe*; *хамефіти* (бруньки відновлення – на висоті 20–30 см над поверхнею ґрунту) – *Cylindropuntia*, *Cleistocactus*, *Agave*,

деякі види родів *Aeonium*, *Crassula* тощо; *гемікринтофіти* (бруньки відновлення в несприятливий для вегетації період розташовані на рівні ґрунту або трохи вище) – багато представників родини *Aizoaceae*. Геофіти й терофіти серед сукулентів відсутні. За цією класифікацією всі сукуленти належать до підтипу сукулентно-стеблових фанерофітів.

Еволюційно-екологічна класифікація І. Серебрякова [62] охоплює всі типи життєвих форм: дерева, кущі, кущики, багаторічні трави. В її основу покладено тривалість життя вегетативних органів рослин. Ми модифікували цю класифікацію для сукулентних рослин. Деревя за Серебряковим – багаторічні рослини, що мають стовбур і крону з бічними скелетними гілками. У межах класу сукулентно-стеблових дерев ми виділяємо підкласи рослин із редукованими листками: *Cereus forbesii*, *Opuntia ficus-indica* (*Cactaceae*), *Euphorbia tirucalli* (*Euphorbiaceae*); справжніми сезонними листками: *Pachypodium lamerei* (*Arocynaceae*), *Cissus quadrangularis* (*Vitaceae*); у класі сукулентно-листяних дерев – підкласи рослин із верхівковою розеткою листків: *Aloe ferox* (*Asphodelaceae*); з рівномірно облистяним стеблом: *A. thraskii*.

Кущі за Серебряковим – це багаторічні рослини, що мають головний стовбур тільки на початку життя, а потім він губиться серед скелетних гілок кількох порядків, що виникають послідовно зі сплячих бруньок при основі материнських осей. У межах класу сукулентно-стеблових кущів ми також виділяємо підкласи рослин із редукованими листками: *Cleistocactus strausii* (*Cactaceae*), *Euphorbia pseudocactus* (*Euphorbiaceae*); рослин зі справжніми сезонними листками: *Rhodocactus grandifolius* (*Cactaceae*). Додатково вважаємо за доцільне ввести клас сукулентно-листяних рослин: *Aloe arborescens* (*Asphodelaceae*), *Crassula arborescens* (*Crassulaceae*).

Кущики – це низькорослі кущі не більше 60–80 см заввишки. Аналогічно деревним нами виділено подібні підкласи сукулентних рослин. Прикладом сукулентно-стеблових кущиків із редукованими листками є представники роду *Mamillaria* (*Cactaceae*); сукулентно-стеблових зі справжніми сезонними листками – *Pachypodium rosulatum* (*Arocynaceae*); класу сукулентно-листяних кущиків – *Aloe saponaria* (*Asphodelaceae*), *Agave albi-*

cans (Agavaceae). При цьому різні види з родів *Aeonium*, *Agave*, *Aloe*, *Euphorbia*, *Pachypodium* тощо, залежно від типу й характерних особливостей росту, належать до розеткових дерев, кущів і кущиків. Найбільша кількість сукулентів – кушки. Можливо, це є одним із пристосувань еколого-морфологічної групи до виживання в несприятливих умовах.

Серед сукулентів є невелика за кількістю видів група напівдеревних рослин. Це переважно представники родини Cucurbitaceae (*Kedrostis africana*), Vitaceae (*Cyphostemma laza*), здатні втрачати в посушливий сезон не тільки листки, але й більшу частину стебла.

Трав'янисті рослини в умовах сезонного клімату визначають за такою еколого-морфологічною ознакою, як відсутність надземних живих стебел, здатних переживати несприятливі умови. У безсезонному кліматі трав'янисті рослини визначають за відсутністю перидерми, слабким здерев'янінням тощо. Сукуленти ростуть переважно у тропічному й субтропічному кліматі, де змінюються посушливий і вологий періоди, і трав'янисті рослини серед них визначити складно. У сукулентів, характерних для помірної зони з типовим сезонним кліматом (деякі види *Sedum*, *Sempervivum*), не відмирають у зимовий період надземні органи – листки, пагони. До трав'янистих рослин безсезонного клімату відносять рослини, які щороку утворюють повітряні корені біля верхівок пагонів. За такими ознаками можна виділити групу полікарпічних трав із сукулентними асимілюючими пагонами (більшість рослин родини Crassulaceae).

Серед сукулентів є також багаторічні ліани із трав'янистими і здерев'янілими виткими або лазячими стеблами: *Peireskia aculeata* (Cactaceae), *Kalanchoe beauverdii* (Crassulaceae), *Cissus quadrangularis* (Vitaceae). Окремим випадком є виткий сезонний квітконіс *Bowiea volubilis* (Hyacinthaceae).

Якщо зіставити обидві класифікації життєвих форм, то стає зрозумілим, що фанерофіти об'єднують майже всі деревні рослини, у тому числі – епіфіти й деревні ліани; хамефіти – кушки й напівкушки; гемікриптофіти – трав'янисті рослини. Однак у випадку із сукулентами до гемікриптофітів належать також кушки із сильно редукованими стеблами.

Більшість сукулентів є полікарпічними рослинами, але в деяких родах зустрічаються монокарпіки. Після цвітіння вони не придатні до вегетативного відновлення, плодоносять і гинуть: *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae), *Aeonium tabulaeforme* (Crassulaceae) тощо. Серед сукулентів зустрічаються також полікарпічні рослини з монокарпічними пагонами. Малий життєвий цикл останніх закінчується цвітінням і плодоношенням, але вегетативне поновлення відбувається за рахунок пагонів, що утворюються при основі материнського пагона із бруньок відновлення: *Agave americana*, *A. attenuata* (Agavaceae); *Aeonium haworthii*, *Kalanchoe blossfeldiana*, *K. somaliensis* (Crassulaceae). Характерно, що і монокарпічні, і полікарпічні рослини з монокарпічними пагонами часто належать до одного роду. Ми показали це на прикладах родів *Agave* та *Aeonium*. Можна припустити, що монокарпічні види рослин у процесі еволюції виникли раніше, а згодом з'явилися полікарпічні види з монокарпічними пагонами, що дало рослинам стратегічні переваги.

Зрозуміло, що життєві форми не всіх сукулентних видів можна описати за допомогою двох найбільш визнаних класифікацій – І. Серебрякова та К. Раункієра [62; 95].

Існує також біоморфологічна класифікація форм росту О. Смирнової [65], розроблена для тропічних і субтропічних рослин, що дозволяє за трьома основними ознаками – способом галуження, напрямком росту осі пагона й характером розташування листків – визначити життєву форму. Наведемо характеристику різних видів роду *Aloe*: розеткове дерево – *A. marlothii* – монохазіальна, ортотропна, деревоподібна рослина з верхівковою розеткою листків; кущ – *A. arborescens* – плеіомонохазіальна, ортотропна, деревоподібна рослина, що галузиться при основі, з верхівковими розетками листків; кущ із вилягаючими пагонами – *A. ciliaris* – плеіомонохазіальна, плагіотропна рослина з рівномірно облиствленим стеблом; кущик або трав'яниста рослина – *A. humilis* – плеіомонохазіальна, ортотропна рослина, що галузиться при основі, із прикореневою розеткою листків. Цю класифікацію не підтримують багато сучасних ботаніків, але вона дає можливість описати зміну фаз онтогенезу в межах роду або родини. На жаль, універсальної класифікації життєвих форм досі не існує, тому для кож-

ної групи рослин (особливо тропічних і субтропічних) необхідно підбирати відповідну.

Таким чином, для сукулентів характерні всі фітоценотичні стратегії й життєві форми, притаманні також несуккулентним рослинам.

Анатомо-морфологічні особливості сукулентів

Корінь. Більшість сукулентних рослин мають мичкувату, дуже розгалужену кореневу систему, яка в сумі має велику довжину. Це дозволяє рослинам максимально використовувати вологу, що потрапляє у ґрунт. Часто корені розташовані горизонтально, близько до поверхні ґрунту (Cactaceae). Додаткові корені в сукулентів (зазвичай однорічні) відмирають у посушливий і відростають у вологий сезон (Aizoaceae, Crassulaceae). Для деяких представників родин Cactaceae, усіх Agavaceae, Aizoaceae та Asphodelaceae характерні контрактильні, або втягувальні, корені, за допомогою яких точка росту рослини занурюється або наближається до поверхні ґрунту. Це один зі способів пристосування до існування в несприятливих умовах. Механізм роботи таких коренів полягає в тому, що вони поступово втрачають воду, завдяки чому скорочуються і втягують рослину в ґрунт.

Епіфітні представники родини Cactaceae (*Rhipsalis cassutha*, *Selenicereus grandiflorus*) мають повітряні корені, що поглинають воду, можуть чіплятися за стовбури дерев і вкорінюватись у щілинах кори або скель, дулах дерев тощо.

Деякі сукуленти з родини Cactaceae (*Lophophora williamsii*), Portulacaceae (*Talinum paniculatum*) мають запасливі корені. Такі ріпоподібні корені слабо галузяться й можуть досягати до 50 см завдовжки й завширшки.

Значна кількість сукулентних рослин має стрижневі корені. Частіше такий тип кореня разом із вкороченою ділянкою головного пагона утворює каудекс. У західній літературі термін *каудекс* використовують ширше – як потовщене стебло деревної або здерев'яніле кореневище трав'янистої рослини. Каудекс мають такі сукуленти, як *Pachypodium succulentum* (Apocynaceae), *Calibanus hookeri* (Nolinaceae), *Senecio fulgens* (Asteraceae),

Dorstenia foetida та *D. hildebrandtii* (Moraceae), *Kedrostis africana* (Cucurbitaceae) і деякі інші (рис. 5). Проте варто зазначити, що до групи каудексоподібних сукулентів відносять і рослини з потовщеним лише в нижній частині стеблом, такі як *Cissus juttae*, *C. crameriana* (Vitaceae), *Bursera microphylla* (Burseraceae).

Сукулентні рослини з повзучими, або гетеротропними, пагонами мають здатність укорінюватися за допомогою додаткових коренів: *Senecio rowleyanus* (Asteraceae), *Sedum rubrotinctum*, *Crassula lycopodioides*, *Cotyledon jacobsoniana* (Crassulaceae) тощо.

Стебло. Стеблові сукуленти мають видозмінене стебло й зазвичай більш-менш редуковані листки. При цьому навіть у деревних сукулентів тривалий час стебла залишаються зеленими й додатково виконують функцію листків. На відміну від мезофітних рослин, торішні стебла яких укриваються тоненьким шаром кори, у сукулентів навіть частина пагонів 5–10-річного віку залишаються зеленими. Типовими стебловими сукулентами є рослини з родин Sactaceae, Arocynaceae, Euphorbiaceae, Asclepiadaceae.



а



б

Рис. 5. Каудекси сукулентних рослин:
а – *Cissus tuberosa*; б – *Cissus bainesii*

Деревина у стеблових сукулентів утворюється дуже повільно й зовні нагадує мереживо в більшості деревних рослин або пластинку – в опунцій, де механічні тканини ніби переплетені між собою, хоча у старих екземплярів *Cereus* та *Euphorbia* вона щільніша (рис. 6). Така механічна структура може витримувати значну масу зелених пагонів, наповнених водою. Стебла мають більший або менший шар первинної кори, де рослини запасують значну кількість води. Таке потовщення називають *кортикальним*, і воно дуже розвинене у представників родини *Cactaceae*. Вторинне потовщення стебла відбувається за рахунок міжпучкового камбію, що утворює механічні елементи, а вони, у свою чергу, разом із пучками – трубчасту скелетну конструкцію.

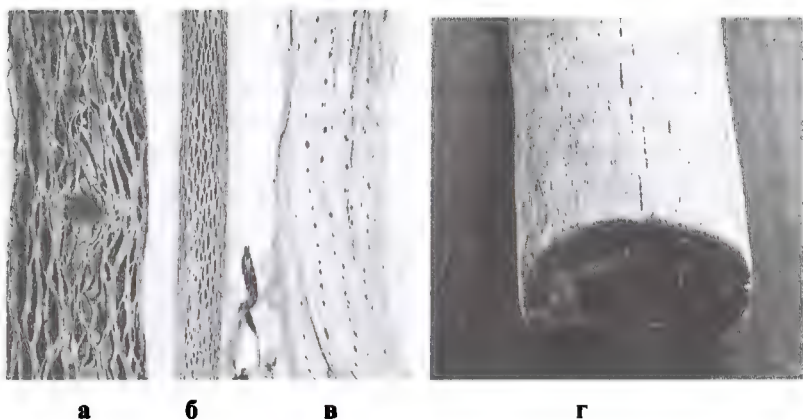


Рис. 6. Деревина стеблових сукулентів: а – *Opuntia vulgaris*; б – *Espostoa lanata*; в – *Echinocactus grusonii*; г – *Cereus peruvianus*

Здебільшого стебла мають від 3–4 (у представників родів *Mediocactus*, *Hylocereus* (*Cactaceae*)) до 20 і більше ребер. Якщо ребер немає, як у представників родини *Arosupaceae* або видів роду *Mamillaria* (*Cactaceae*), то є спіральні розташовані колючки або сосочки. Сосочки у представників родини *Cactaceae*, а також ребра у представників родів *Euphorbia*, *Monadenium* (*Euphorbiaceae*), *Stapelia*, *Huernia* (*Asclepiadaceae*) утворені розрослими основами листків, що називають *подаріями*. Це також одне із пристосувань до виживання в несприятливих умовах. Уся волога

з поверхні таких рослин стікає під корені. Ребриста форма надає можливість рослинам притінювати частину свого стебла. При частковій втраті вологи об'єм тіла рослини зменшується, а за наявності вологи – збільшується, і ребриста поверхня дає змогу рослинам уникнути розриву тканин. Куляста форма стебла дозволяє рослинам якнайменше стикатися з навколишнім середовищем.

Розміри стебел варіюють у різних видів від 1–2 см до 15–20 м заввишки й від 1 до 100 см у діаметрі. Узагалі сукулентним рослинам властиве значне коливання лінійних розмірів стебел у межах родин і родів.

Для представників родини *Sactaceae* характерні метаморфози стебла – кладодії та філокладії. *Філокладії* – листкоподібні стебла, ріст яких закінчується протягом одного сезону, – притаманні більшості видів *Opuntia*, *Schlumbergera* та *Rhipsalis* (*R. pachyptera*, *R. rhombea*). Наприклад, ріст філокладіїв *Opuntia leucotricha* в оранжереях Ботанічного саду починається в березні – на початку квітня і триває 80–90 діб. Вони досягають 25–30 см заввишки і до 15 см завширшки. У наступному році, у період активного росту, на верхівці торішнього пагона з'являється новий пагін або бутон.

Кладодії – листкоподібні пагони, що мають необмежений ріст, також притаманні рослинам родини *Sactaceae* з родів *Rhipsalis* та *Epiphyllum*. Ріст кладодіїв у *Rhipsalis houlettiana* спостерігається впродовж усього вологого й теплого періоду та продовжується наступного року.

Для сукулентів класу *Liliopsida* характерні такі видозміни стебла як столони. У представників родин *Agavaceae* та *Asphodelaceae* підземні столони досягають 1 м завдовжки, а в рослин роду *Sansevieria* (*Draceneae*) соковиті столони можуть бути надземними (*S. suffruticosa*), підземними (*S. trifasciata*) і напівпідземними (*S. grandis*). Для представників роду *Sempervivum* і близького до нього роду *Rosularia* (*Crassulaceae*) столони є одним з основних способів швидкого вегетативного розмноження.

Листок. У стеблових сукулентів у межах родин, окремих родів можна простежити редукцію листків від справжніх несуккулентних сидячих, або черешкових, листків до лусочок. Лусочки з'являються на молодих частинах пагона і швидко відмирають. Справжні листки – сезонні – опадають на початку посушливого сезону (рис. 7).

Листкові сукуленти, навпаки, мають здебільшого редуковане стебло й листки з більш-менш розвиненим шаром водоносної паренхіми. Листки таких рослин частіше прості, сидячі. Для листових сукулентів найхарактерніше розеткове листкорозміщення.

Листок типового сукулента має переважно одношарову епідерму з добре розвиненою кутикулою. Мезофіл здебільшого не диференційований на стовпчасту й губчасту паренхіму. Під епідермою з обох боків листка розташований більший або менший шар хлорофілоносної тканини. У центральній частині листка розміщена водоносна тканина, що складається з тонкостінних сильно вакуолізованих клітин. Провідна тканина в листках сукулентів розвинена слабо.

У більшості рослин епідерма вкрита більшим або меншим шаром воску. Особливо значний шар воску характерний для *Echeveria laui* (Crassulaceae). Листки деяких видів рослин укриті волосками. Найщільніше розташування трихом притаманне рослинам *Kalanchoe tomentosa*, *Echeveria leucotricha* (Crassulaceae). Для представників родини Asphodelaceae характерні бородавки (*Haworthia attenuata*, *Gasteria verrucosa*), шипи (*Aloe humilis*) і більш-менш густо розташовані на поверхні листків світлі плями (*Aloe saponaria*, *Gasteria carinata*), що є виростами епідерми й захисними пристосуваннями: відбивають світло, створюють тінь і сприяють значному зменшенню транспірації (рис. 8).



Рис. 7. Листки сукулентних представників роду *Euphorbia*



Рис. 8. Вирости епідерми у вигляді бородавок і колючок у *Aloe humilis*

Для листових сукулентів характерні різноманітні за кольором листки – від майже білих, завдяки значному восковому нальоту, до різних відтінків рожевого, червоного й коричневого. Антоціани – водорозчинні пігменти класу флаваноїдів – у різній кількості присутні в листках цих рослин і захищають їх від надлишкового ультрафіолетового випромінювання.

Віконця. Серед видів рослин із родин Piperaceae, Asphodelaceae і Aizoaceae є так звані *віконцеві рослини*, що мають прозорий шар або прозорі смужки епідермісу на листках, під якими немає хлоропластів у клітинах паренхіми. Листки таких рослин часто мають конічну або видовжено-трикутну форму з більш-менш сплюсненим апексом. У таких випадках віконця розташовані на сплюсненій частині листка, а його більша частина занурена у ґрунт. Промені світла проникають через віконця всередину листка і, відбиваючись від великих клітин водонесної паренхіми, потрапляють на внутрішній бік стінок листка, у паренхімі яких є хлорофіл. Такі пристосування дозволяють рослинам зменшити швидкість біохімічних реакцій у клітинах і збалансувати водно-сольовий обмін.

На (рис. 9) показано зовнішню морфологію листків представників двох родин – Asphodelaceae та Piperaceae: а) зрізаний апекс листка є одним великим віконцем. На поздовжньому зрізі листка видно, що під епідермісом біля прозорої смужки хлоропласти в паренхімі відсутні. Рослина з родини Piperaceae *Peperomia nivalis* (б) має тонку прозору смужку.

Для сукулентних рослин характерні метаморфози листків або прилистків до колючок. Розрізняють колючки й шипи. Колючками називають видозмінені листки, а шипами – видозмінені прилистки. Наявність колючок притаманна рослинам із родин Cactaceae, Fouquieriaceae. Для представників родин Arosynaceae, Didiereaceae та Euphorbiaceae колючки є видозміненими прилисками.

У представників родини Cactaceae колючки – листового походження. Усі представники цієї родини мають ареоли – невеликі за розмірами утворення (від 1 до 6–7 мм у діаметрі), у яких містяться колючки, щетинки й волоски, притаманні тому або іншому роду (рис. 10). Ареола – це видозмінена брунька, а колючки – видо-

змінені лусочки бруньки. У період активного росту рослин нові колючки з'являються не тільки в молодих, а й у старіших ареолах. Колючки складаються із прозенхімних клітин, укритих шаром епідермальних. Клітинні оболонки насичені пектином і CaCO_3 . Досить часто колючки є волосоподібними, лускоподібними виростами епідермісу, які можна побачити під мікроскопом при $\times 70$ – 180 -кратному збільшенні. Варто зазначити, що прозенхімні клітини виконують провідну функцію, тобто колючки – не просто видозмінені лусочки бруньки, які дозволяють рослинам зменшувати транспірацію, а й органи, що всмоктують ту невелика кількість вологи, яка у вигляді роси осідає на них.

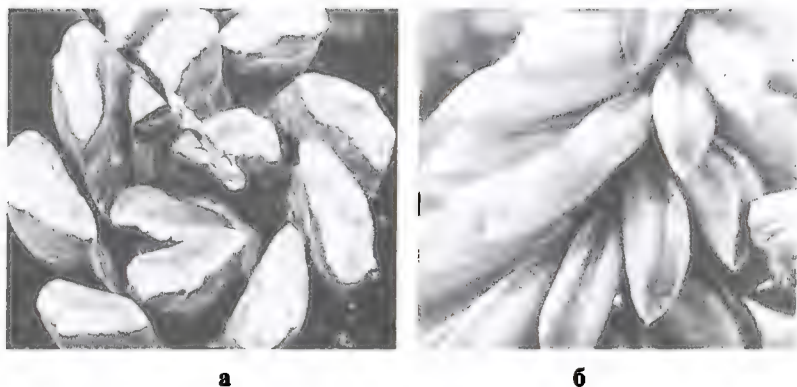


Рис. 9. Зовнішній вигляд листків віконцевих рослин:
а – *Haworthia truncata* (Asphodelaceae);
б – *Peperomia nivalis* (Piperaceae)

Представники родини Didiereaceae мають два типи пагонів: довгі з невеличкими листками, що швидко опадають, і вкорочені, що розвиваються в пазухах листків довгих пагонів і гомологічні ареолам у представників родини Sactaceae. На верхівці вкорочених пагонів містяться колючки й листки, які відпадають у посушливий сезон.

Єдині рослини, у яких колючка є видозміненою центральною жилкою листка, – це представники родини Fouquieriaceae. Центральна жилка листка залишається на пагоні у вигляді колючки, коли його м'які тканини всихають і опадають.

Дуже рідкісне явище в рослинному світі – мімікрія. У більшості випадків воно характерне для комах або тварин, які маскуються під деякі рослини або їхні частини. У сукулентів мімікрія відома для представників родів *Lithops*, *Conophytum*, *Argyroderna*, *Gibbaeum* (Aizoaceae), *Gasteria* (Asphodelaceae) (рис. 11). Тією або іншою мірою листки рослин нагадують камінці. У природі вони частково занурені у ґрунт, тому їх важко помітити. Рослини родів *Lithops*, *Conophytum* мають також віконця.



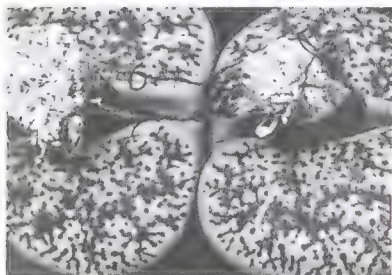
а



б

Рис. 10. Колючки рослин родини Сactaceae:

а – *Tephrocactus*; б – *Parodia*



а



б

Рис. 11. Явище мімікрії в сукулентних рослин:

а – *Lithops*; б – *Conophytum*

Суцвіття, квітки та плоди. Для сукулентів, що входять до родин, де також є багато несуккулентних рослин, морфологічні особливості суцвіть, квіток і плодів мало різняться. Однак у спеціалізованих родин, до яких належать лише сукуленти, генеративні органи мають специфічну будову, що полегшує виживання в несприятливих умовах.

Для більшості представників родини *Cactaceae* характерні поодинокі квітки. Квітки примітивніших родів *Rhodocactus* та *Piereskia* зібрані в суцвіття. Для рослин родини *Cactaceae* характерні колючки, волоски й щетинки на бутонах і плодах, а для окремих видів родини – також спеціальні органи – *цефалії*, що захищають тендітні бутони й недозрілі плоди. Наприклад, бутони рослин роду *Selenicereus* густо вкриті сірими або коричневими волосками, що стають щільнішими біля зав'язі, де присутні також колючки. Таке опушення зберігається й на плодах рослин цього роду. Для видів роду *Melocactus* характерні *цефалії*, при утворенні яких замість ребер на верхівці стебел розвиваються щільно притиснуті один до одного сосочки, густо вкриті волосками й щетинками. Цефалії мають вигляд капелюха, що з віком набуває циліндричної форми (рис. 12). Для рослин родів *Pilosocereus* та *Thrixanthocereus* характерні псевдоцефалії, при утворенні яких положення ребер не змінюється, лише в зоні цвітіння з'являється безліч волосків і щетинок. Такі пристосування притаманні тільки рослинам родини *Cactaceae*.

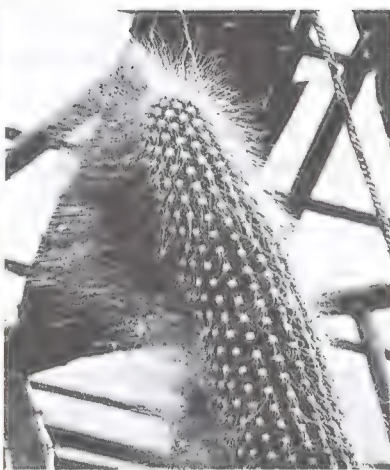
Нічне й одноразове розкриття квіток характерне для значної частини представників родини *Cactaceae*, особливо для великих деревних рослин. Такі квітки розкриті всього кілька годин уночі.

Плоди більшості рослин цієї родини соковиті. Вони мають не тільки соковитий оплодень, а й соковиті сім'яніжки, що, з одного боку, сприяє поїданню плодів і перенесенню насіння, а з іншого – збереженню його життєздатності. У рослин деяких видів, наприклад *Eriocereus martinii*, насіння проростає вже у плодах. У видів *Mamillaria theresae*, *Encephalocarpus strobiliformis* плоди занурені глибоко в тіло рослини й виходять на поверхню тільки при підвищеній во-

логості повітря, коли є умови для проростання насіння. Подібне пристосування характерне також для рослин родини Aizoaceae. Їх плоди – багатогніздні коробочки – мають гігроскопічні тканини, що набухають у вологому середовищі й виштовхують насіння назовні.



а



б

Рис. 12. Цефалій і псевдоцефалій у представників родини Cactaceae: а – цефалій із плодами в рослин роду *Melocactus*; б – псевдоцефалій у рослин роду *Vatricania*

Для рослин родини Agavaceae, як було сказано вище, притаманна монокарпічність. Квітконіс агав у 4–10 разів перевищує висоту розетки, у багатьох видів він розгалужений на пагони 1-го, 2-го й навіть 3-го порядків. У пазухах квітконіжок, де не зав'язалися плоди, у багатьох видів з'являються бульбоцибулини. Рослини роду *Agave*, що активно галузяться при основі стебла, не утворюють бульбоцибулин на квітконосі, а ті, що галузяться слабо, мають значну кількість бульбоцибулин. В агав вони перебувають на квітконосі досить довго (1–2 роки) і відпадають тільки тоді, коли квітконіс починає всихати.

Поява виводкових бруньок на квітконосах характерна для деяких сукулентів із родини Crassulaceae: *Crassula cordata*, *C. multicauda*, *Kalanchoe manginii*, *K. pubescens* і деяких інших видів. Бруньки відпадають при ледь помітному струсі рослин і легко вкорінюються.

Отже, поєднання насінневого й вегетативного способів розмноження дозволяє багатьом видам вижити в несприятливих умовах.

САМ-тип метаболізму та продиховий апарат сукулентів.

Морфологічні ознаки сукулентних рослин тісно пов'язані з анатомічною будовою і процесами метаболізму.

Продихи. У сукулентних рослин продихи розташовані в епідермі стебла (Cactaceae, афільні види Euphorbiaceae), стебла й листків (Euphorbiaceae, Asteraceae), листків (Aizoaceae, Crassulaceae).

Листки переважно амфістоматичні, тобто продихи містяться на адаксіальному й абаксіальному боках листка. Тип продихового апарату може бути анізацичним (Crassulaceae) і парацитним (Aizoaceae, Euphorbiaceae).

Кількість продихів на одиницю площі епідерми листка варіює у великому інтервалі. Наприклад, у видів роду *Glottiphyllum* (Aizoaceae) продихів від 27 до 175 шт. на 1 мм², у видів роду *Euphorbia* (Euphorbiaceae) – від 11 до 176 шт. на 1 мм².

Існує відмінність між кількістю продихів на адаксіальному й абаксіальному боках, а також на різних частинах листка. Наприклад, у більшості видів роду *Aloe* (Asphodelaceae) кількість продихів на адаксіальному боці більша ніж на абаксіальному, а при основі листка їх менше ніж в апікальній частині (табл. 3).

Розміри продихів не однакові у представників різних родів. Не для всіх досліджуваних видів справджується закон Заленського: чим більше продихів на одиницю площі листка, тим менші їх розміри, і навпаки.

У стеблових сукулентів роду *Euphorbia* продихи розташовані в епідермі річних пагонів і листках. Досліджено види з несуккулентними сезонними, частково й сильно редукованими листками. Спостерігається тенденція до збільшення кількості продихів на річному пагоні при зменшенні площі поверхні листка. У видів із несуккулентними сезонними листками продихи здебільшого містяться на абаксіальному боці листка (табл. 4).

Таблиця 3

Кількість і співвідношення продихів листків рослин роду *Aloe*

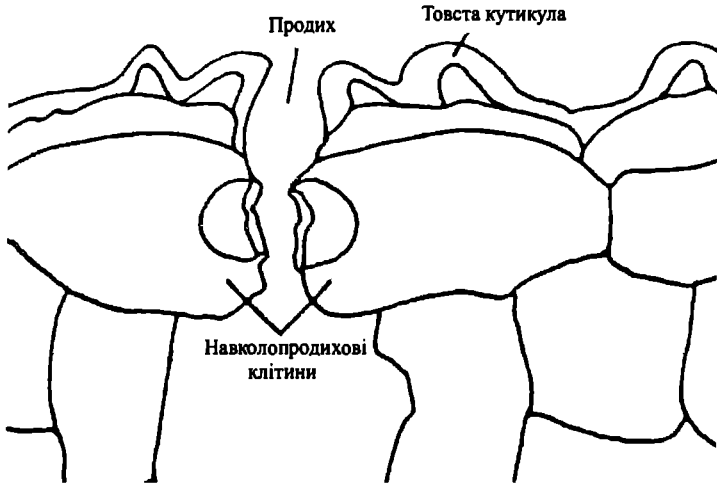
Вид	Бік листка	Частина листка, кількість продихів на 1 мм ²			Відношення кількості продихів при основі листка до їх кількості в апікальній частині
		Основа	Середина	Апекс	
<i>Aloe arborescens</i>	Адаксіальний	10,7±1,5	18,1±1,9	22,0±0,7	1:2
	Абаксіальний	7,4±0,7	11,3±0,5	14,5±1,2	1:2
<i>A. camperi</i>	Адаксіальний	19,3±0,8	23,7±1,3	24,9±0,8	1:1,3
	Абаксіальний	14,3±1,8	20,7±1,5	19,4±1,52	1:1,3
<i>A. ciliaris</i>	Адаксіальний	30,4±1,7	34,0±0,3	34,7±1,7	1:1,2
	Абаксіальний	18,9±1,5	20,5±1,5	21,6±1,2	1:1,2
<i>A. harlana</i>	Адаксіальний	13,1±0,8	19,1±1,2	24,5±2,1	1:2
		6,1±0,7	15,8±0,8	17,5±0,7	1:3
<i>A. humilis</i>	Адаксіальний	26,1±0,8	21,6±1,3	12,5±0,3	2:1
	Абаксіальний	17,8±0,9	13,0±0,5	7,5±0,2	2,3:1
<i>A. marlothii</i>	Адаксіальний	26,4±3,7	40,9±1,7	51,8±5,0	1:2
	Абаксіальний	13,5±0,7	32,2±2,8	43,9±2,3	1:3,2
<i>A. mudenensis</i>	Адаксіальний	11,9±1,2	19,4±1,3	21,6±2,3	1:2
	Абаксіальний	3,45±0,5	17,0±0,8	19,2±1,8	1:5
<i>A. saponaria</i>	Адаксіальний	12,0±2,5	16,9±2,3	23,2±1,8	1:2
	Абаксіальний	6,8±0,3	12,6±1,2	17,1±2,7	1:2,5

У більшості рослин продихи часто заглиблені у крипти (рис. 13). Такий механізм захисту продихів, а також зменшення їх кількості пов'язані з необхідністю зменшити транспірацію.

Таблиця 4

Кількість продихів епідерми стебел і листків
сукулентних представників роду *Euphorbia*

Види	Кількість продихів на мм ² в епідермі стебла	Кількість продихів на мм ² в епідермі листка	
		Адаксіаль- ний бік	Абаксіаль- ний бік
I. Види зі справжніми сезонними листками			
<i>E. bubalina</i>	13,07±2,32	10,88±6,67	33,82±8,07
<i>E. candelabrum</i>	10,72±2,56	0	78,24±8,97
<i>E. dendroides</i>	3,11±1,89	0	34,7±7,61
<i>E. leuconeura</i>	0	0	176,47±19,93
<i>E. milii</i> var. <i>splendens</i>	0	160,29±23,52	142,06±20,58
<i>E. neriifolia</i>	18,18±3,44	22,06±7,6	82,35±14,53
<i>E. pteroneura</i>	27,5±5,38	0	147,94±16,45
II. Види із частково редукованими листками			
<i>E. ingens</i>	19,32± 2,78	8,53±6,18	38,53±8,2
<i>E. lamarckii</i>	18,03±2,77	68,53±11,96	32,94±9,03
<i>E. monteiri</i>	2,65± 2,33	45,88±9,47	35,59±8,64
<i>E. trigona</i>	11,86±2,3	30,59±9,66	88,82±15,61
III. Види із сильно редукованими листками			
<i>E. abyssinica</i>	19,66± 2,0	23,5±10,8	29,12±8,84
<i>E. caerulescens</i>	33,03±6,09	120±41,04	124± 40,83
<i>E. franckiana</i>	39,51±4,91	146±52,36	174±55,48
<i>E. grandicornis</i>	38,37±3,89	250±62,07	152±30,71
<i>E. greenwayi</i>	7,32±3,7	138±39,95	96±35,3
<i>E. mamillaris</i>	12,01±3,6	61,76±16,91	54,71±9,94
<i>E. meloformis</i>	42,36± 12,1	41,18±13,36	74,12±11,03
IV. Афільні види			
<i>E. obesa</i>	34,63±3,43	0	0
<i>E. pseudocactus</i>	75,44±10,06	0	0
<i>E. stenoclada</i>	49,41±8,98	0	0

Рис. 13. Крипти в рослин роду *Aloe*

САМ-тип метаболізму. Наслідком пристосування до аридних умов у більшості сукулентних рослин є товстянковий тип метаболізму, або САМ-тип (рис. 14), що відрізняється від типу метаболізму мезофітів повною ізолюваністю рослин від навколишнього середовища вдень і обміном киснем, вуглекислим газом і випаровуванням води – у нічні часи. Такий тип метаболізму найбільш раціональний в умовах нестачі води й високих температур. Він дозволяє рослинам економно використовувати воду, не знижуючи суттєво активність фотосинтезу. У зв'язку з ускладненням газообміну сукуленти накопичують незначну кількість поживних речовин і порівняно з мезофітними й гідрофітними рослинами повільно ростуть. Рослини із САМ-типом метаболізму на світлі поглинають 50–140 мг/дм² CO₂. При цьому інтенсивність транспірації в них становить 1/7000–1/9300 г сирої речовини на добу. При САМ-типі метаболізму в рослин протягом доби суттєво змінюється рН клітинного соку завдяки органічній кислоті – малату (C₄-яблучній), що утворюється при поглинанні клітинами CO₂ і накопичується у вакуолях упродовж нічних годин, а вдень виділяє CO₂, який, у свою чергу, включається до циклу Кальвіна. САМ-тип метаболізму відрізняється від звичайного C₃-типу тим,

що фіксація CO_2 у клітині відділена від циклу Кальвіна не тільки у часі (день-ніч), а також просторово (вакуоля-хлоропласт).

Розрізняють облігатні й факультативні сукуленти. Облігатні в умовах жорсткого стресу, спричиненого відсутністю води, мають закриті продихи. Удень і вночі вони використовують тільки ту кількість CO_2 , що виділяється при диханні. Факультативні сукуленти в умовах нормального водопостачання працюють як C_3 -види, а за нестачі води – як САМ-види.

Таким чином, різноманітні морфологічні, а також пов'язані з ними анатомічні й біохімічні особливості, характерні для стеблових і листкових сукулентів, допомагають виживанню цих рослин у несприятливих умовах.

МЕЗОФІТИ

СУКУЛЕНТИ

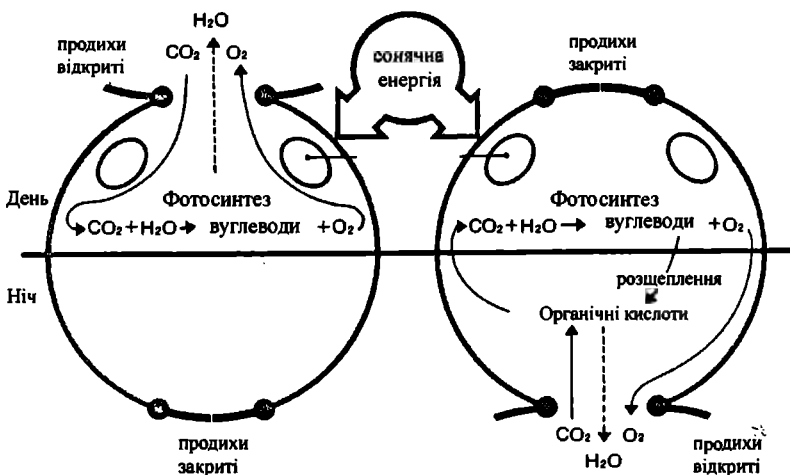


Рис. 14. Схематичне зображення добового фотосинтезу мезофітних і сукулентних рослин

Поширення сукулентних рослин

Сукулентні рослини зустрічаються на всіх континентах і в багатьох природних зонах земної кулі, але поширення їх нерівномірне. За флористичним районуванням суші за А. Тахтаджяном [68] сукуленти присутні переважно в Неотропічному, Палеотропічному, Капському та прилеглих до них районах Голарктичного

й Австралійського царств. Сукуленти ростуть у пустелях (прибережних, високо- й низькогірських, кущових), напівпустелях, пампасах, субтропічних і тропічних саванах, рідколіссях, тропічних лісах.

Існує кілька центрів поширення сукулентних рослин. На Американському континенті виділено два центри: **1 – район Мексиканського нагір'я та прилеглі до нього райони США в Північній Америці**, де зосереджена велика кількість рослин із родин Agavaceae, Cactaceae, Crassulaceae та Fouquieriaceae (тільки в Мексиці є понад 700 видів рослин родини Cactaceae); **2 – Південна Америка, у районі Північно-Аргентинських і Південно-Болівійських Анд**, де також ростуть переважно рослини родини Cactaceae й сукуленти з родин Commelinaceae, Oxalidaceae, Piperaceae (рис. 15). Для першого центру характерна ендемічна родина Fouquieriaceae й такі роди з родини Cactaceae, як *Astrophytum*, *Carnegiea*, *Echinocereus*, *Echinofossulocactus*, *Ferocactus*, *Lophophora*, *Mamillaria*, *Roseocactus* тощо, для другого – ендемічні роди *Aylostera*, *Copiaroa*, *Gymnocalycium*, *Monvillea*, *Stetsonia*, *Tephrocactus* (Cactaceae). На Африканському континенті та прилеглих до нього островах виділено ще три центри поширення сукулентних рослин: **3 – південна частина Африки разом із Капським царством**, де зосереджені рослини майже 40 родин: Aizoaceae, Asclepiadaceae, Apocynaceae, Asphodelaceae, Asteraceae, Crassulaceae, Euphorbiaceae, Vitaceae тощо (не менше 3–4 тис. видів сукулентів); **4 – о. Мадагаскар**, де крім представників родин Asclepiadaceae, Asphodelaceae, Euphorbiaceae, притаманних і Південній Африці, є ендемічна родина Didiereaceae, рід *Lomatophyllum* (Asphodelaceae) і більша частина видів роду *Kalanchoe* (Crassulaceae); **5 – Канарські о-ви**, кількість сукулентів на яких поступається Африці та о. Мадагаскар, але зустрічаються ендемічні роди з родини Crassulaceae – *Aeonium*, *Greenovia* та *Monanthes*.

Шостий центр поширення сукулентів розташований у **гірських районах Китаю і прилеглих до них гірських областях Тибету**, де зустрічаються рослини однієї родини – Crassulaceae, представлені значною кількістю родів і видів (за останніми літературними джерелами – не менше 300 видів із 13 родів). Для цього району характерні ендемічні роди *Rosularia*, *Sempervivella*, *Sinocrassula* і більшість представників роду *Rhodiola*.

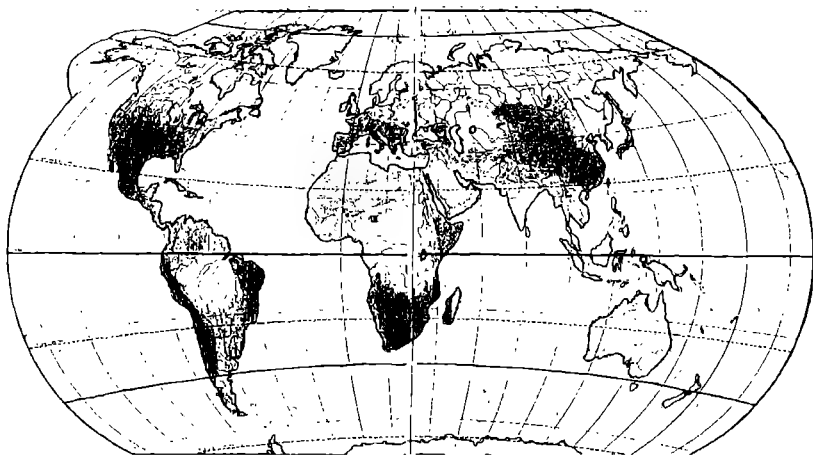


Рис. 15. Центри поширення сукулентних рослин

Центри поширення сукулентних рослин у світі охоплюють три континенти: Америку, Африку та Азію. Проте сукуленти зустрічаються також в Австралії, переважно на її західному узбережжі. Це рослини з родів *Anacampseros* (Portulacaceae), *Bulbine* (Asphodelaceae), *Ceropegia* (Asclepiadaceae), що ростуть і в Африці, а також роду *Hoya* (Asclepiadaceae), деякі види якого є також на о-вах Ява, Філіппіни та п-ові Індостан.

Крім того, сукуленти зустрічаються на Європейському континенті, у тому числі в Україні. В основному це гірські області Середньої й Південної Європи, де ростуть представники родів *Sedum*, *Sempervivum*, *Umbilicus* (Crassulaceae). В Україні налічуються 23 види сукулентних рослин із родів *Sedum* (17), *Sempervivum* (3), *Jovibarba* (1), *Rhodiola* (1), з яких *Jovibarba sobolifera*, *Sedum acre*, *S. telephium*, *Sempervivum ruthenicum* – у Київській обл. До Червоної книги України занесено п'ять видів: *Jovibarba sobolifera*, *Rhodiola rosea*, *Sedum antiquum*, *Sempervivum marmoreum*, *S. montanum*. *Jovibarba sobolifera* зустрічається на Поліссі. Природоохоронний статус виду – рідкісний. Росте у світлих сухих соснових лісах, на піщаних місцях. *Rhodiola rosea* зростає в Карпатах на хребтах Чорногора, Свидовець, Мармароських горах. Природоохоронний статус виду – уразливий. Росте на скелях, осипах і кам'янистих стрімких схи-

лах, а також добре дренованих ділянках, укритих невисоким травостоєм. *Sedum antiquum* – ендемічний східнокарпатсько-опільський вид, зустрічається в Карпатах і Західному Поділлі. Природоохоронний статус – рідкісний. Рoste на відшаруваннях гіпсів на Опіллі й карбонатів – у Карпатах. Місцезростання *Sempervivum marmoreum* – Українські Карпати (гора Кобила) і Мармароські гори. Природоохоронний статус – зникаючий. *S. montanum* зустрічається в Карпатах і на Прикарпатті. Природоохоронний статус виду – рідкісний. Рoste на кам'янистих грунтах, іноді – нещільно задернованих лучних ділянках.

Отже, сукулентні рослини характерні для всіх континентів Землі. Виділено шість центрів поширення сукулентів: два в Америці, три – в Африці й на прилеглих островах, один – на Євразійському континенті. Кожному із центрів притаманні ендемічні родини й роди рослин.

Рідкісні та зникаючі види сукулентних рослин

Більшість сукулентних рослин є ендеміками певних регіонів земної кулі. Це стосується не тільки окремих видів, а й родів, таких як *Aeonium* (Crassulaceae), *Haworthia* (Asphodelaceae), *Lithops* (Aizoaceae) і навіть родин – Didiereaceae та Fouquieriaceae.

В аридних умовах виживає невелика кількість молодих рослин. За даними американських дослідників із виживання проростків деяких видів *Agave* через рік після проростання насіння із 65 тис. насінин (урожай однієї рослини) знайдено тільки 6 проростків, що значно менше 1 %.

У пустелі Карру (ПАР) на 1 м² з'являється від 20 до 800 проростків щорічно, але виживають від 5 до 25 % залежно від року. Антропогенний вплив на місця зростання цих рослин суттєво зменшує їх і без того малі ареали. Проте головною проблемою є неконтрольований збір екзотичних рослин для приватних колекцій.

У країнах Азії, Африки, Північної й Південної Америки, флора яких багата сукулентними рослинами, розпочато роботи зі збереження біорізноманіття. У 80–90-х рр. XX ст. у ПАР було розпочато роботу з вивчення рослинності та її стану у зв'язку з господарською діяльністю людини. Ці роботи підтвердили

високий рівень ендемізму, а також загрозу для флори від неконтрольованого вивозу рослин, будівництва, розширення сільгоспугідь тощо. Було встановлено, що із 4000 видів сукулентів Капської провінції (ПАР) близько 600 перебувають під загрозою знищення; із 12000 видів судинних рослин о. Мадагаскар 85 % – ендеміки, і більшість із них потребують охорони.

У результаті аналізу стану рослинності в різних країнах світу було прийнято "Конвенцію про міжнародну торгівлю видами дикої фауни та флори, що перебувають під загрозою зникнення", яка охоплює понад 30000 видів рослин із більш ніж 1000 родів. Рослини родів *Adenia* (Passifloraceae), *Aloe* (Asphodelaceae), *Ceropegia*, *Fockea* (Asclepiadaceae), *Pachypodium* (Arocypaceae), представники родин Cactaceae, Didiereaceae у цілому; сукулентні представники роду *Euphorbia* (Euphorbiaceae) включено до тієї частини Конвенції, в якій ідеться про заборону вивозу рослин із країн, де вони ростуть.

Окремі види рослин мають дуже малий ареал, часто обмежений кількома квадратними кілометрами із 2–5 невеликими популяціями. У монографічних роботах по роду *Haworthia* показано, що для більш як 30 видів і різновидностей цих рослин знайдено тільки по одній популяції. Особливо критичний стан відзначено для природних популяцій *Haworthia fasciata*, *H. limifolia* та *H. maughanii* (Asphodelaceae), що викликає особливу тривогу. Запропоновано охороняти не тільки ці, а внести до Конвенції всі види роду *Haworthia*. Сучасний стан рослин роду *Gasteria* потребує уважнішого ставлення й охорони як у природних популяціях, так і в ботанічних садах. Дуже скорочений і часто фрагментарний ареал мають кілька видів *Gasteria* (Asphodelaceae) – *G. rawlinsonii*, *G. vlokii*, *G. baylissiana*, а найбільш популярні в культурі види – *G. armstrongii*, *G. liliputana* – запропоновано внести до "Списку рослин Південної Африки, які перебувають під загрозою".

Червоний список рослин країн Південної Африки містить кілька тисяч рослин, з яких більше 700 видів є сукулентами з родин Asclepiadaceae, Aizoaceae, Asphodelaceae, Asteraceae, Crassulaceae, Cucurbitaceae, Dracenaceae, Euphorbiaceae, Portulacaceae, Vitaceae, тобто всі основні родини із сукулентними рослинами, характерні для цього регіону.

Сучасний список видів роду *Aloe* (Asphodelaceae) країн Південної Африки охоплює 126 видів із 250 описаних. З родини Euphorbiaceae до списку занесено рослини родів *Euphorbia* (76 із 700 відомих видів) і *Monadenium* (6 із 50); з родини Crassulaceae – родів *Kalanchoe* (11 із 130) і *Crassula* (52 із 300); з родини Portulacaceae з роду *Anacampseros* – 5; з родини Aizoaceae: роду *Lithops* – 28, *Ruschia* – 1, *Conophytum* – 43; з родини Asclepiadaceae: роду *Stapelia* – 20, *Ceropegia* – 38, *Caralluma* – 2, *Hoodia* – 12, *Huernia* – 15 відомих видів тощо. Більшість цих видів має категорію Е (під загрозою зникнення) або R (рідкісні види), кількість яких невелика.

Таким чином, антропогенний тиск призводить до зникнення сукулентних рослин. Більшість видів сукулентів занесено до Червоних списків різних країн, Червоного списку Міжнародного союзу з охорони природи (МСОП), що обмежують вивіз рослин із країн, де вони поширені.

Екологічні умови в місцях природного зростання сукулентних рослин

Для кожного району земної кулі характерні певні кліматичні умови. Існують ендемічні рослини, існування яких в інших кліматичних умовах ускладнене або навіть неможливе, а також рослини, що добре почуваються в різних кліматичних умовах. Унаслідок пристосування сукулентних рослин до існування в посушливих умовах у процесі еволюції виникають риси подібності у філогенетично віддалених груп рослин. Таке біологічне явище називають *конвергенцією ознак*. Наприклад: африканські деревоподібні *Euphorbia* (Euphorbiaceae) і деревоподібні американські рослини роду *Cereus* (Cactaceae), розеткові види роду *Aloe* (Asphodelaceae) з Африки й розеткові представники роду *Agave* (Agavaceae) з Американського континенту тощо.

Кліматичні умови місць, де ростуть сукуленти, можна охарактеризувати як посушливі: висока інтенсивність сонячного випромінювання, недостатня кількість вологи, періодичність випадання опадів, різкі добові зміни температур. Такі регіони називають аридними. За уніфікованою картою, складеною ЮНЕСКО, було встановлено межі аридних регіонів світу й виділено 4 біо-

кліматичні зони: 1 – екстрааридна (опадів менше 100 мм на рік, рослинного покриву немає, окремі рослини ростуть уздовж русла водотоків); 2 – аридна (опадів 100–300 мм на рік, рослинність представлена сукулентами); 3 – напіваридна (опадів 200–400 мм на рік, зустрічаються чагарникові угруповання, що перериваються трав'янистим покривом); 4 – зона недостатнього зволоження – субгумідна (опадів 400–800 мм на рік, включає деякі тропічні савани, середземноморські угруповання за типом чапаралія й маквіса).

У такому кліматі ріст і розвиток рослин мають пульсуючу активність, що повністю залежить від наявності вологи як у ґрунті, так і в повітрі. Слід зазначити, що періодичність опадів залежить від континенту, району й пори року. У субтропічних широтах переважають зимові опади, і ріст рослин відбувається на межі вологого й посушливого сезонів. Наприклад, у районі Капської обл. за А. Тахтаджяном [68] опади бувають у травні – вересні (варто взяти до уваги той факт, що в Південній півкулі найхолоднішим місяцем є липень, а найтеплішим – січень, на відміну від Північної півкулі). У тропічних широтах переважають літні опади, тому ріст і цвітіння рослин відбуваються відповідно у цей період. В Анголо-Танзанійської підобл. опади випадають у вересні – квітні, а найтеплішим місяцем є також січень. Є місця, де опади бувають 2 рази на рік. У районі Ефіопсько-Єменської підобл. вони трапляються у квітні – травні та вересні – листопаді при середній температурі найтеплішого місяця (квітня) +25–30 і найхолоднішого (січня) +20–22 °С. Рослини ростуть протягом вологого періоду. В одних видів періоди вегетативного росту і цвітіння збігаються; інші види ростуть у вологий період, а цвітіння відбувається в міжсезоння. Наприклад, для видів із родини Asphodelaceae: *Haworthia comptoniana*, *Gasteria disticha*, батьківщиною яких є Капська обл., характерне цвітіння у вересні – листопаді, безпосередньо після закінчення вологого періоду. Для рослин тропічної зони цвітіння характерне як у вологий, так і в посушливий періоди: *Euphorbia monteiri*, *E. tubiglans* (Euphorbiaceae), *Aloe lettya*, *A. pruinosa* (Asphodelaceae) цвітуть у природних умовах у вересні – листопаді, що припадає на початок і середину вологого й теплого сезону, а *Aloe arborescens* – на початку посушливого сезону.

Сукулентні рослини поширені не в усіх аридних областях земної кулі. Дуже обмежена кількість росте в пустелі Сахара (Африка), а в сусідньому з нею Сомалійському нагір'ї їх багато. У пустелях Центральної Австралії сукуленти відсутні, хоча поблизу, у південно-західній частині Австралії, вони зустрічаються. У середньоазійських пустелях сукулентів також немає, а в гірських областях Тянь-Шаню й Паміру є численні представники родини Crassulaceae. У тих аридних областях, де немає сукулентів, річна кількість опадів часто дуже низька. Це означає, що сукулентні рослини здатні певний час існувати без води у ґрунті, але мінімум води (приблизно від 70 до 500 мм) упродовж року їм необхідний, інакше вони загинуть.

Отже, сукулентні рослини поширені переважно на Американському й Африканському континентах. Вони ростуть в аридизованих біокліматичних зонах, де спостерігаються два періоди: посушливий і вологий, невелика кількість опадів, що рідко перевищує 500 мм на рік.

Особливості розмноження сукулентних рослин і перші етапи онтогенезу

Розмноження – це здатність живих організмів до відновлення й забезпечення безперервності та спадкоємності життя. Для покритонасінних рослин характерні статеве й вегетативне розмноження. Статеве розмноження відбувається за рахунок насіння. Насінини рослин мають насінну шкірку, ендосперм і зародок, різняться за розмірами, формою й забарвленням.

Насіння. Для окремих видів сукулентів у природі характерне тільки насіннєве розмноження. Це більшість видів із родів *Ferocactus*, *Astrophytum*, деякі *Mamillaria* (Cactaceae), *Aloe ferox*, *A. africana* (Asphodelaceae), *Pachypodium geayi* (Arocynaceae) тощо. Насіння сукулентних рослин за морфолого-анатомічною будовою аналогічне насінню інших рослин. За формою воно може бути кулясте, видовжене, плоске, подібне до тетраедра або октаедра. Поверхня насінини може бути гладенька, горбувата, дрібнопориста; блискуча чи матова, чорна або різних відтінків коричневого кольору, зрідка світла. Є рослини, насінини яких не

перевищують 0,4 мм завдовжки та 0,15 мм завширшки, що характерно переважно для представників родини Crassulaceae, у той час як розмір насінин рослин із родів *Opuntia* (Cactaceae), *Sansevieria* (Dracaceae) досягає 10 мм завдовжки й завширшки.

Насіння рослин із родини Cactaceae має дуже характерний і великий, порівняно з насінням інших рослин, насіннєвий рубчик, який найбільших розмірів досягає в родів *Astrophytum*, *Gymnocalycium*, *Notocactus* (рис. 16). Насінню рослин родів *Aloe* та *Anacampseros* (Portulacaceae) властивий сухий крилатий арилус (рис. 17). Для *Haemanthus albiflos* (Amaryllidaceae) характерне насіння із прозорим ендоспермом, до 10 мм завдовжки та 6 мм завширшки, і зеленим зародком. Тип проростання насіння може бути як підземний, так і надземний.

Проростки. Проростки сукулентів відрізняються від проростків мезофітних і ксерофітних рослин. Залежно від умов, до яких у процесі еволюції пристосувалися ті або інші сукуленти, проростки дводольних можуть мати соковиті потовщені, іноді частково редуковані сім'ядолі, або потовщені сім'ядолі й гіпокотиль одночасно.

Для однодольних рослин характерно потовщення піхви сім'ядолі й першого надсім'ядольного листка, тобто вже з перших етапів онтогенезу рослини пристосовані до виживання в аридному кліматі. Однак, знов-таки залежно від умов, у тих або інших районах з аридним кліматом пристосування досить різні. Досліджено, що часто проростки окремих видів сукулентів виживають у тіні під невеликими деревами, кущами, травою або камінням. Згодом сукулентна рослина виростає вище трави або куща й призводить до загибелі рослини-неньки.

У межах родини Cactaceae можна простежити збільшення спеціалізації проростків у рослин із різних родів (рис. 18). Якщо проростки роду *Peireskia* мають дві досить великі листкоподібні сім'ядолі й тонкий гіпокотиль не менше 2 см завдовжки, то проростки рослин роду *Opuntia* – потовщені сім'ядолі та слабопотовщений гіпокотиль, значно менший за розмірами. Далі показано ряд проростків рослин різних родів Cactaceae з поступовим зменшенням розміру сім'ядолей до двох невеличких горбчків і набування гіпокотилем кулястої форми. Із бруньки першими з'являються колючки, а протягом першого місяця життя розвивається видозмінене потовщене стебло.

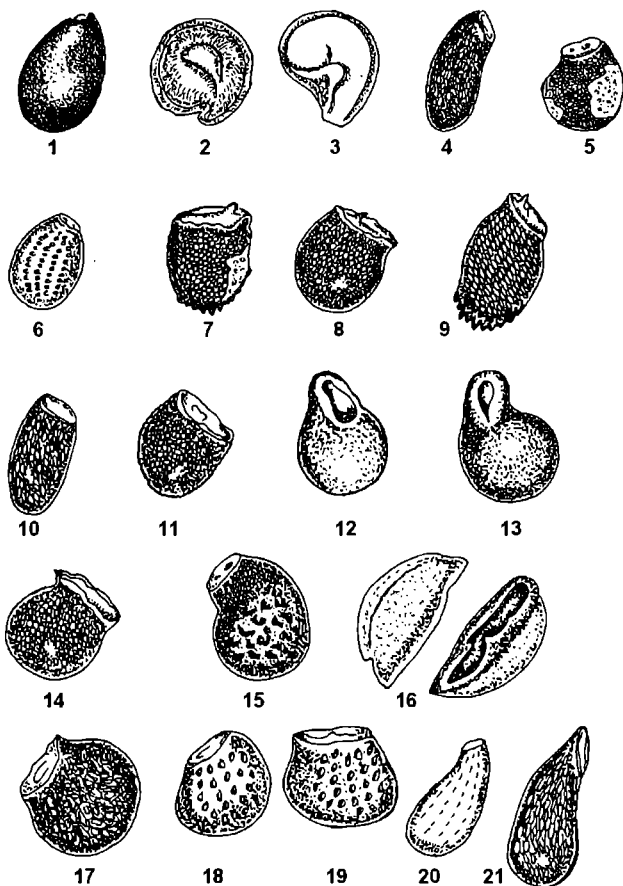


Рис. 16. Морфологічні особливості насіння деяких представників родини Cactaceae:

- 1 – *Peireskia sacharosa*; 2 – *Opuntia inamoena*; 3 – *O. ficus-indica*;
 4 – *Rhipsalis cassuthopsis*; 5 – *Setiechinopsis mirabilis*; 6 – *Cleistocactus smaragdiflorus*; 7 – *Mediolobivia pygmaea*; 8 – *Aylostera robustispina*;
 9 – *Rebutia violaciflora*; 10 – *Parodia comarapana*; 11 – *Notocactus ottonis* var. *linkii*; 12 – *Frailea uhligiana*; 13 – *F. pumila*;
 14 – *Gymnocalycium denudatum* var. *intermedium*; 15 – *Cereus forbesii*;
 16 – *Astrophytum myriostigma*; 17 – *Echinofossulocactus pentacanthus*;
 18 – *Mamillaria hirsuta*; 19 – *M. multiceps*; 20 – *M. centricirrha* var. *versicolor*; 21 – *Pfeiffera gracilis*

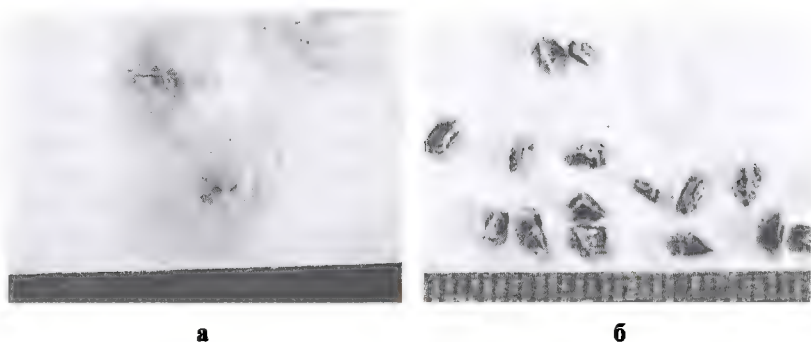


Рис. 17. Насіння рослин роду *Aloe*: а – *A. variegata*; б – *A. striata*

У межах родини Aizoaceae також можна простежити збільшення ступеня сукулентності проростків від несуккулентних сім'ядоль і досить довгого тонкого гіпокотилля (*Sphalmanthus*) до невеликого за довжиною гіпокотилля й потовщених сім'ядоль (*Malephora*, *Rhombophyllum*), потім до редукованого гіпокотилля і оберненоконусоподібних за формою сім'ядоль, що зберігаються в рослини понад рік. Такі спеціалізовані проростки характерні для рослин родів *Lithops* та *Conophytum*, їх сім'ядолі подібні до двох справжніх, але зрослих між собою листків (рис. 19).

Проростки сукулентних рослин класу Liliopsida мають трохи потовщену піхву сім'ядолі, але вони значно менші за лінійними розмірами, ніж у мезофітних або ксерофітних рослин із цих родин і в перші тижні життя утворюють органи з водоносною паренхімою.

Для представників родини Asphodelaceae (*Aloe*, *Gasteria*, *Haworthia*) таким органом стає перший надсім'ядольний листок, для *Haemanthus albiflos* (Amaryllidaceae) – нижня частина листка, з якої утворюється цибулина, для *Bowiea volubilis* (Hyacinthaceae) – лусочки цибулини (рис. 20, 21).

Необхідно звернути увагу ще й на терміни збереження схожості насіння сукулентних рослин. Із цього питання досі немає спільної думки. Як і більшість тропічних рослин, за типом схожості насіння досліджені сукуленти належать до мікробіотиків (*Aloe*, *Gasteria*, *Haworthia*, *Haemanthus*), тобто їх насіння швидко втрачає схожість. У лабораторних умовах схожість насіння зберігається 2–4 роки (табл. 5).

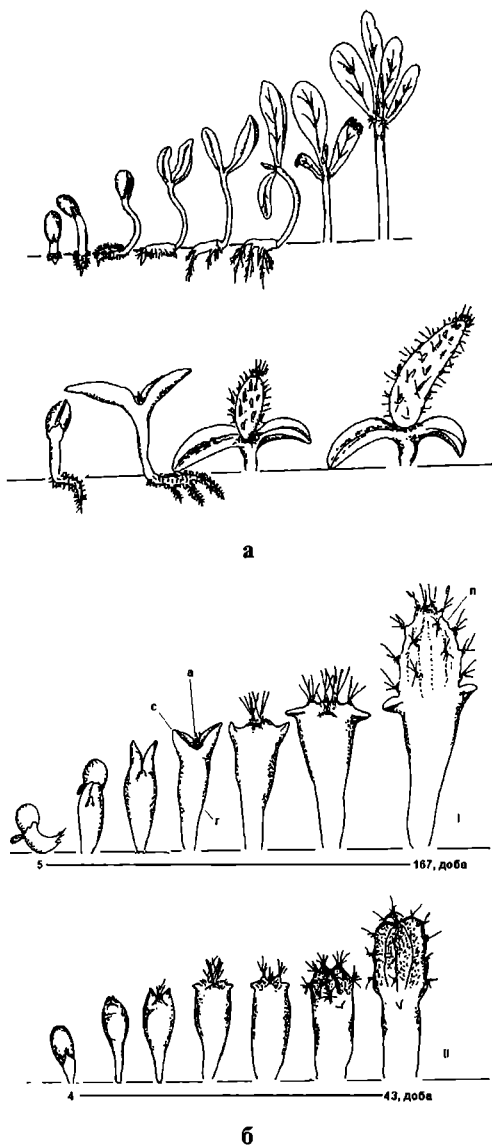


Рис. 18. Проростки рослин родини Састaceae:
 а – *Peireskia sacharosa* та *Opuntia inamoena*;
 б – *Cereus forbesii* та *Astrophytum myriostigma*

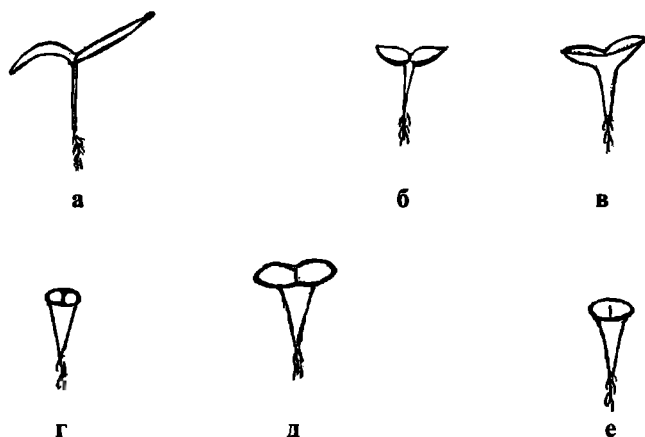


Рис. 19. Проростки рослин родини Aizoaceae у віці 2 місяці:
а – *Sphalmanthus subaequans*; б – *Malephora engleriana*;
в – *Rhombophyllum rhomboideum*; г – *Lithops schwantesii*;
д – *L. lesliei*; е – *L. auctampiae*

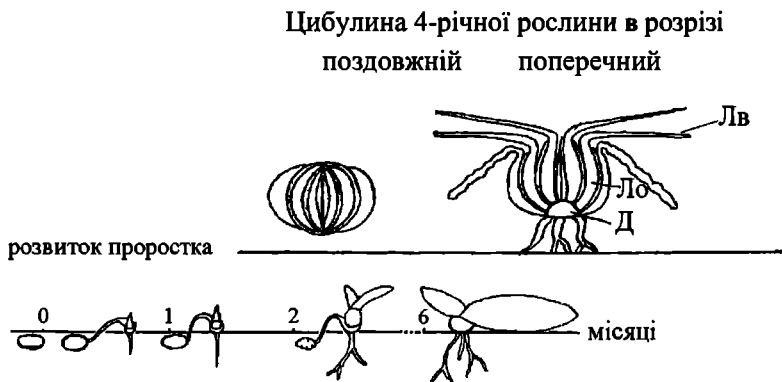


Рис. 20. Перші етапи онтогенезу й будова надземної цибулини
Haemanthus albiflos (Amaryllidaceae)

Збільшити термін схожості насіння для більшості сукулентів можна, якщо його зберігати в герметично закритому посуді при низьких позитивних температурах (5–6 °C). При такому зберіганні термін схожості насіння збільшується у 3–10 разів (рис. 22).

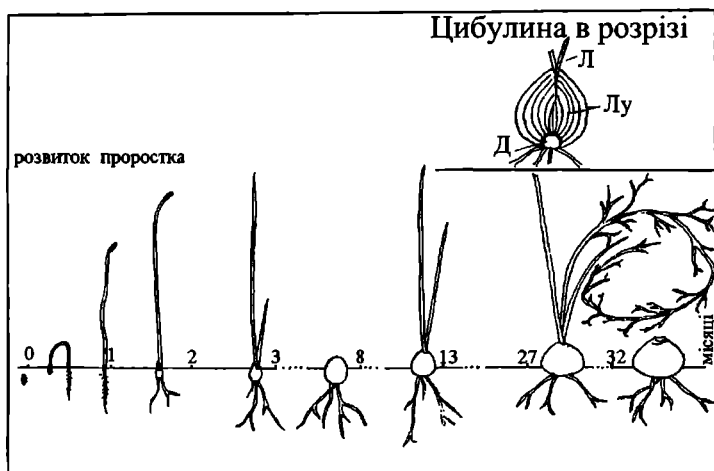


Рис. 21. Перші етапи онтогенезу й будова надземної цибулини *Bowiea volubilis* (Hyacinthaceae)



Рис. 22. Вплив умов і терміну зберігання на схожість насіння *Astrophytum myriostigma* var. *columnare*

Таблиця 5

Термін зберігання схожості насіння в лабораторних умовах

Родина	Вид	Термін зберігання схожості насіння (місяці)
Asphodelaceae	<i>Aloe aristata</i>	24
	<i>A. grandidentata</i>	24
	<i>A. saponaria</i>	24
	<i>Haworthia comptoniana</i>	20
	<i>H. batesiana</i>	20
	<i>Gasteria armstrongii</i>	24
	<i>G. ernestii-ruschii</i>	24
Апосинaceae	<i>Pachypodium lamerei</i>	60
Cactaceae	<i>Astrophytum myriostigma</i>	48
	<i>Eriocereus tortuosus</i>	60
	<i>Frailea colombiana</i>	36
	<i>Mamillaria multiceps</i>	48
	<i>M. rhodantha</i>	48
	<i>Melocactus maxonii</i>	48
	<i>Setiechinopsis mirabilis</i>	24
Portulacaceae	<i>Anacampseros arachnoides</i>	60
	<i>A. australiana</i>	60
	<i>A. karasmontana</i>	60
	<i>A. lanceolata</i>	60
	<i>A. namaquensis</i>	60
	<i>A. tomentosa</i>	60
	<i>A. ustulata</i>	60

Вегетативне розмноження

Для багатьох сукулентів у природі характерне як насіннєве, так і вегетативне розмноження, проте в деяких видів переважає останнє. У першу чергу це представники родини Crassulaceae, більшість представників родини Asphodelaceae, рослини родів *Ceropegia*, *Stapelia* з родини Asclepiadaceae тощо. Вегетативне розмноження – це утворення нової особини із частини батьківської й розповсюдження дочірніх особин на нові території. Таке явище відбувається за рахунок розпадання старих ділянок паго-

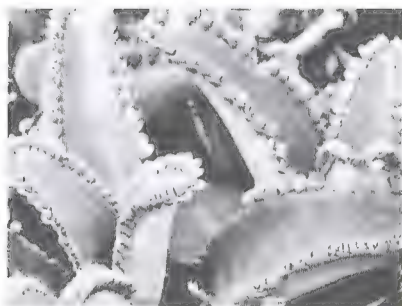
нів, їх вилягання та укорінення, росту кореневищ, опадання пазушних бруньок, а також особин, що виростають зі спеціалізованих органів розмноження – бульб, цибулин, столонів.

Такі рослини як *Mamillaria elongata*, *M. prolifera*, *M. wildii* (Cactaceae); *Haworthia cymbiformis*, *Aloe humilis* (Asphodelaceae); *Crassula socialis*, *C. lycopodioides*, велика кількість рослин роду *Sedum* (Crassulaceae); *Conophytum*, *Faucaria* (Aizoaceae); види родів *Stapelia*, *Huernia* (Asclepiadaceae) і деякі інші утворюють вегетативно рухливі й малорухливі дернини, кожна одиниця яких має корені й може самостійно виживати. З віком (для кожного виду це різний відрізок часу – від кількох років до кількох десятків років) дернина розпадається й залишається кілька молодих невеличких дернин.

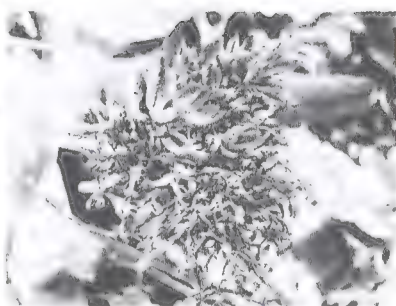
Види рослин із вилягаючими або лазячими пагонами: *Tradescantia navicularis* (Commelinaceae), *Euphorbia milii* var. *splendens* (Euphorbiaceae), *Aloe ciliaris* (Asphodelaceae) тощо здатні вкорінюватися в місцях зіткнення із ґрунтом і таким чином утворювати окремі клони. Рослини роду *Sansevieria*, *Aloe saponaria*, *A. simii*, *Agave ferox*, *A. lophantha* розмножуються за допомогою столонів. Дуже обмежена кількість сукулентів розмножується поростю від пня: *Kalanchoe velutina* (Crassulaceae), *Euphorbia pseudocactus* (Euphorbiaceae) і кореневою поростю: *Notocactus ottonis* (Cactaceae) та *Kalanchoe beharensis* (Crassulaceae).

Багато видів сукулентів, переважно з родин Crassulaceae, Dracaenaceae та Asphodelaceae, розмножуються листками. Навіть у культурі представників родів *Gasteria* та *Haworthia* (Asphodelaceae) можна побачити корені на окремих нижніх листках. Для *Sedum rubrotinctum*, *Sinocrassula yunnanensis* (Crassulaceae) характерне легке опадання листків при найменшому дотику в період активного росту, що, мабуть, є додатковим пристосуванням для виживання цих видів.

Для деяких рослин роду *Kalanchoe* (Crassulaceae) – *K. daigremontiana*, *K. prolifera* – відоме розмноження виводковими бруньками, що утворюються по краях, рідше – по головній жилці листка або в суцвіттях (рис. 23). Для видів роду *Echeveria*, *Crassula cordata*, *Kalanchoe manginii* (Crassulaceae) характерне утворення виводкових бруньок лише в суцвіттях.



а



б

Рис. 23. Виводкові бруньки в рослин роду *Kalanchoe* (Crassulaceae): а – на листках *K. laetivirens*; б – у суцвіттях *K. daigremontiana*

Більшості сукулентних рослин притаманні обидва типи розмноження – насіннєве й вегетативне, що дозволяє їм виживати в несприятливих умовах. Наприклад, рослини роду *Sansevieria* здатні розмножуватися насінням і вегетативно – столонами, листками; *Echeveria* – насінням, пагонами, які торкаються ґрунту, листками, виводковими бруньками в суцвіттях; *Haworthia* – насінням, дочірніми розетками, листками; *Crassula* – розпаданням дернини, укоріненням вилягаючих пагонів, столонами, виводковими бруньками в суцвіттях, насінням тощо (рис. 24).



Рис. 24. Надземні столони *Sansevieria patens*

Менша кількість видів пристосована тільки до насіннєвого розмноження, але при цьому вони частіше здатні продукувати велику кількість насіння. Проростки багатьох сукулентів, особливо тих, що розмножуються переважно насінням, мають захисні пристосування до виживання (потовщений гіпокотиль і сім'ядолі) або формують водонесні тканини протягом перших тижнів життя.

Натуралізація сукулентів

Натуралізація – здатність інтродукованих рослин приживатися й розмножуватися в нових для них природних біоценозах. В останній час з'явився термін *інвазійні рослини*, що означає не тільки здатність рослин посідати певне місце в біоценозі, а й достатньо агресивно витіснити аборигенні рослини.

Сукулентні рослини внаслідок повільного росту і пристосування до жорстких кліматичних умов рідко натуралізуються і входять у чужі біоценози, але такі випадки відомі. У більшості країн Африки натуралізовані окремі види з родів *Cereus*, *Opuntia* (Cactaceae), *Agave* (Agavaceae) і деякі інші представники сукулентів Америки. За літературними даними їх близько 20 видів. Рослини ростуть у саванах, на плоскогір'ях, на схилах гір і пагорбів, у тих самих місцях, де розповсюджені аборигенні сукуленти. Узагалі кліматичні умови цих місць в Африці й Америці подібні, тому факт натуралізації американських сукулентів в Африці не дуже дивує, хоча і становить певну загрозу для аборигенної флори.

Більш дивним є факт натуралізації окремих видів сукулентів у Європі з більш-менш довгою, сніжною й морозною зимою. У Південну Європу із часів Колумба до місцевих біоценозів увійшли деякі види з родів *Opuntia* та *Agave*. У Південній Англії із часів Великої Британії натуралізувалися деякі представники родини Aizoaceae, що пристосувалися лише до вегетативного розмноження.

До Криму, Кавказу, Астраханської обл. Росії були інтродуковані в кінці XIX – початку XX ст. види роду *Opuntia*. У різних районах Криму було ідентифіковано 3 види *Opuntia*: *O. phaeacantha*, *O. humifusa*, *O. engelmannii*, що активно ростуть, цвітуть і плодоносять, хоча й розмножуються переважно вегетативно. У районі Новоросійська (Росія) знайдено та ідентифіковано *O. humifusa*, яка також цвіте, але не плодоносить, тому активно розмножується вегетативно й зимує при температурі, що може знижуватися до –35 °C. В Астраханській обл. знайдено натуралізовану *Opuntia*, яку ідентифіковано як *O. tortispina* var. *cymochila*. Рослини цвітуть, плодоносять і, як показали дослідники, витримують коливання сезонних температур від +45 до –34 °C більше ніж 100 років.

В Австралії було знайдено *Stapelia variegata* (Asclepiadaceae), яка походить із Південної Африки. Представників роду *Malephora crocea* (Aizoaceae) з Африканського континенту було знайдено в Америці (Каліфорнія).

Небагато існує прикладів сукулентів як інвазійних рослин. Великих збитків господарству Австралії завдали два види *Opuntia* з Американського континенту – *O. lindheimeri* та *O. stricta*. Рослини були завезені переселенцями з Америки в кінці XIX ст. як декоративні на згадку про батьківщину. За 20 років вони вийшли за межі приватних садиб, увійшли в лугові біоценози й активно витіснили трав'янисті рослини, що були кормовою базою для вівчарства. У 1925 р. *Opuntia* зайняли 24 млн га. Стримати розмноження їх інвазійних видів дозволило завезення з Америки природного шкідника опунцій. Сукулентні рослини у цілому внаслідок повільного росту дуже вразливі, на відміну від мезофітів і навіть окремих ксерофітів. Тому агресивність рослин роду *Opuntia* є рідкісним явищем. За сучасними поглядами західних учених до інвазійних видів слід включити ще одну сукулентну рослину – *Portulaca oleacea* (Portulacaceae). Ця однорічна рослина з невеликими, трохи видовженими, соковитими листочками, космополіт, є злісним бур'яном на багатьох городах і звалищах не тільки в Україні.

Отже, упродовж останніх 300 років сукулентні рослини були натуралізовані в країнах із тропічним, субтропічним і помірним кліматом. Найбільша кількість видів натуралізувалася у країнах із аналогічним кліматом, а в деяких випадках сукуленти стали інвазійними рослинами. Окремі види сукулентів натуралізувались у країнах із помірним кліматом.

Підсумки розділу

Сукуленти – це еколого-морфологічна група багаторічних рослин, що мають водоносну паренхіму й товстянковий тип метаболізму (САМ-тип). До цієї групи належать рослини із 50 родин, класів дводольних і однодольних. Деякі родини, наприклад Cactaceae, Crassulaceae, Aizoaceae, Agavaceae та деякі інші (усього 6 родин) представлені тільки сукулентними рослинами.

Більшість родин мають у своєму складі кілька сотень (Euphorbiaceae), кілька десятків (Asteraceae) або всього кілька видів (Moraceae, Vitaceae). У зв'язку з тим, що рештки сукулентних рослин досі не було знайдено, ми припускаємо виникнення сукулентності в межах великих родин і родів у часи виникнення покритонасінних рослин. Одним із вагомих, на наш погляд, доказів цього є диз'юнктивні ареали рослин із родів *Euphorbia*, *Aloe*, *Ceropegia*, *Sansevieria* тощо. Сукуленти – мешканці переважно аридних зон Африканського й Американського континентів, тобто пристосовані до виживання в місцевостях, де впродовж кількох місяців відсутні опади. Це не означає, що рослини пристосовані виживати без води у ґрунті й повітрі взагалі, але вони можуть переживати сухий період, що триває від 2–3 до 10–12 місяців, за рахунок води, яку накопичили у вологий період у водоносній паренхімі. Тому анатомо-морфологічні характеристики сукулентів відрізняються від таких у мезофітних і навіть ксерофітних рослин, хоча мають з останніми багато спільного. Спільні риси ксерофітів і сукулентів – більша чи менша редукція стебла, листків; восковий наліт або трихоми на листках чи стеблах; кутикула; відносно невелика кількість продихів; ріпоподібні або сильно розгалужені мичкуваті корені; каудекс. Для більшості сукулентів характерний САМ-тип метаболізму. Є також пристосування, характерні тільки для сукулентних рослин. У першу чергу, це значна кількість кулястих рослин серед стеблових сукулентів, що мають більшу чи меншу кількість ребер, і різноманітні за розмірами листки, зібрані в розетки в листових сукулентів.

Флоральний період сукулентів також має свої особливості, пов'язані з часом цвітіння (часто нічним), морфологією квітки (довга квіткова трубка, великі приквітки, восковий наліт, колючки або щетинки на суцвіттях, квітках і плодах тощо). Монокарпічність деяких сукулентних рослин є також способом виживання. Необхідно відзначити, що проростки сукулентів із моменту проростання вже мають певні пристосування до виживання в посушливих умовах: соковитий гіпокотиль або соковиті сім'ядолі. З перших тижнів життя у проростків, на відміну від мезофітів, починають розвиватися запасливі органи.

Усі ці особливості дозволяють рослинам менше випаровувати вологу й завдяки цьому виживати в період посухи. Ці самі

особливості сприяють повільному перебігу всіх біохімічних реакцій, а отже, повільному росту й розвитку рослин. Для багатьох видів сукулентів генеративний період розпочинається у віці від 10 до 40 і більше років, а обмежена кількість вологи у ґрунті не сприяє виживанню проростків. Тому сукуленти завжди були рідкісними рослинами в місцях їх природного зростання, а сучасний антропогенний вплив на природу в цілому призводить до їх зникнення. Багато з них занесені до Червоного списку МСОП, Червоних книг різних країн і списку CITES [10; 90].

Сукулентним рослинам важко відновити й розширити свої ареали внаслідок вищезазначених причин. Тому їх натуралізація – явище рідкісне, а інвазія – узагалі одиничні випадки.

Життєві форми сукулентів дуже різноманітні. Більшість видів – деревні рослини, дерева, кущі й кущики. У цілому деревні рослини переважно є стебловими сукулентами, а листові – трав'янистими багаторічниками.

Природне розмноження сукулентів різноманітне. Для окремих видів характерне тільки насіннєве розмноження, але для більшості – як насіннєве, так і вегетативне. Особливо різноманітні типи вегетативного розмноження притаманні рослинам із родини Crassulaceae: частинами стебла, окремими листками, виводковими бруньками на листках, стеблах, суцвіттях тощо.

Анатомо-морфологічні особливості, умови, в яких ростуть сукуленти, ставлять цю еколого-морфологічну групу на особливий рівень і роблять її надзвичайно цікавою для досліджень.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Коли виникли сукуленти?
2. Що таке сукуленти?
3. Чим сукуленти відрізняються від інших ксерофітів?
4. Які родини покритонасінних рослин мають у своєму складі сукуленти? До яких родин належать лише сукулентні рослини?
5. Скільки виділено центрів поширення сукулентів? Де вони розташовані?

6. Які особливості кореневої системи сукулентних рослин? Що таке каудекс? Які сукулентні рослини мають каудекс?
7. Чим стеблові сукуленти відрізняються від листкових?
8. За якими морфологічними ознаками відрізняються суцвіття, квітки та плоди сукулентних рослин?
9. Які життєві форми притаманні сукулентам? Навести приклади.
10. Чому більшість сукулентних рослин є рідкісними у природі?
11. У чому полягають особливості розмноження сукулентів?
12. Як широко натуралізовані на земній кулі сукулентні рослини?

РОЗДІЛ 2

ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНИХ РОДИН, ДО СКЛАДУ ЯКИХ ВХОДЯТЬ СУКУЛЕНТНІ РОСЛИНИ

Клас MAGNOLIOPSIDA

Порядок CARYOPHYLLALES

Порядок Caryophyllales посідає третє місце за кількістю родин із сукулентами й перше – за кількістю видів сукулентних рослин. До нього належать три із шести родин, повністю представлених сукулентами. Дві з них (Cactaceae, Aizoaceae) – одні з найбільших за кількістю видів у порядку після родини Caryophyllaceae.

Родина Cactaceae

Спеціалізована родина, представники якої є багаторічними стебловими сукулентами.

Рослини відомі в Європі із XVI ст. Перші 24 описані види кактусів були об'єднані в один рід *Cactus* шведським ботаніком К. Ліннеєм [41]. Наприкінці XVIII – початку XIX ст. було описано багато нових видів і родів родини Cactaceae і видано окремі монографічні роботи з описами й рисунками. Наприкінці XIX ст. з'явилася перша класифікація К. Шумана, згодом – американських учених Н. Бріттона і Дж. Роуза, потім – класифікації Д. Ханта, К. Бакеберга [78], Ф. Буксбаума [82] і вже на початку XXI ст. – Е. Андерсона [77]. Кількість видів і родів у межах родини коливається досить широко: від 84 родів у Ханта до 228 – у Бакеберга [78]; від 800 до 2800 видів, відповідно. Таке розходження в кількості видів і родів у межах родини Cactaceae виникло тому, що кактуси збирали в перші роки відкриття Амери-

кінського континенту поспіхом, не занотовуючи, де вони зібрані, привозили в Європу, і тільки через певний час описували й давали назви. Таким чином у різних колекціях могли опинитися однакові рослини під різними назвами. Тільки у XX ст. дослідження рослин родини частково було перенесено у природні умови. Результатом стала велика монографічна робота Ґ. Андерсона [77], за якою до складу Cactaceae належать майже 1800 видів і понад 110 родів, що значно скорочує обсяг родини.

Ще К. Шуман [78] поділив родину на 3 підродини: *Pereskioideae*, *Opuntioideae*, *Cereoides*.

Група дослідників під керівництвом Андерсона виділяє ще одну підродину *Maihuenioideae* і називає її *Cactoideae*.

Характеризуючи послідовно всі 4 підродини, можна дослідити поступову редукцію від справжніх, несуккулентних, сезонних листків до соковитих, шилоподібних, лусочок і колючок.

До підродини *Pereskioideae* належать 2 роди й 17 видів. Це дерева й кущі, від 1 до 10 м заввишки. Ареал – тропічні рідколісся Південної й Центральної Америки. В ареолах розташовані справжні листки, що з'являються на рослинах у вологий період, і кілька жорстких гострих колючок (до 5 см завдовжки). Квітки частіше зібрані у суцвіття, зав'язь напівнижня або нижня. Проростки мають великі сім'ядолі.

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна можна познайомитися із чотирма видами цієї підродини, один із яких – *Rhodocactus grandifolius*.

До підродини *Opuntioideae* належать 10 родів і більше 300 видів. Це дерева, кущі, кущики. Ареал – Південна й Північна Америка, острови Карибського басейну, де вони зустрічаються в пустелях і напівпустелях (США, Мексика), гірських пустелях і напівпустелях (Чилі, Перу, Болівія), деякі види піднімаються на висоту до 4000–5000 м над рівнем моря (*Tephrocactus*). Ареоли із численними колючками та глохідіями. Пагони членисті. Членики кулясті, плоскі, циліндричні. Поодинокі квітки з'являються в ареолах. Зав'язь нижня (рис. 25). Плоди соковиті, кулясті або грушоподібні ягоди. Насінини плоскі, із твердою світлою оболонкою, до 5 мм завдовжки й завширшки. Рослини роду *Peireskiopsis* мають невеличкі за розмірами (2–4 см завдовжки)



Рис. 25. Нижня зав'язь
Cylindropuntia leptocaulis

потовщені листки, характерні для молодшої частини пагонів; роду *Cylindropuntia* – шило- або голкоподібні листки, 1–7 см завдовжки, а рослини родів *Opuntia* та *Tephrocactus* – тільки невеличкі, часто голкоподібні лусочки.

Сім'ядолі соковиті, добре розвинені. Для багатьох представників цієї підродини й підродини *Pereskioideae* характерне явище проліферації – здат-

ності плодів до вкорінення. Це пов'язане з тим, що тканина стінки плода зростається із тканиною пагона.

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна можна познайомитися майже із 80 видами підродини, типовими представниками якої є *Cylindropuntia tunicata*, *Consolea rubescens*, види роду *Tephrocactus*.

До підродини *Cereoideae* належить більше 100 родів і майже 1500 видів. Ареал – Південна й Північна Америка та острови Карибського басейну, де вони зустрічаються в сосново-ялівцевих лісах (південь Канади), пустелях і напівпустелях (США, Мексика), тропічних лісах (південь Мексики, країни Центральної Америки, північної частини Південної Америки), прибережних пустелях (острови Карибського басейну, Чилі), пампах (Аргентина), кампосах (західна частина Бразилії), гірських пустелях і напівпустелях (Чилі, Перу, Болівія). У гірських областях представники родини перебувають на різній висоті, окремі види – від 1000 до 2000 м (*Coriaria*, *Neochilenia*, *Armathocereus*), деякі – близько 3000 м над рівнем моря (*Corryocactus*, *Matucana*, *Mila*, *Oroya*). Представники родини зустрічаються у формаціях із ксерофітними чагарниками, трав'янистими рослинами, у рідколіссях, на кам'янистих або піщаних, мінералізованих ґрунтах.

За життєвими формами – це сукулентно-стеблові дерева, кущі, кущики. Рослини дуже різноманітні за розмірами стебла – від

15–20 м заввишки у *Cereus* до 1 см заввишки і в діаметрі у *Blossfeldia*. Пагони кулясті або колоноподібні. Стебла поодинокі, але частіше розгалужені від нижньої частини, окремі види утворюють щільні дернини; соковиті, ребристі. Кількість ребер – від 3 до 20–30. Пагони можуть мати ортотропний або гетеротропний напрямок росту. Ареоли з колючками, щетинками, волосками. Сім'ядолі не розвинені, у більшості видів мають вигляд ледве помітних горбочків.

Оцвітина проста, віночкоподібна. Квітки актино- або зигоморфні, з більш-менш довгою квітковою трубкою, яка в рослин деяких родів укрита колючками й щетинками, із численними пелюстками. Розміри квіток варіюють у межах підродини і становлять від 1 см у багатьох видів роду *Mamillaria* до 35 см завдовжки – у рослин із роду *Hylocereus* і від 5 мм до 25 см у діаметрі. Колір квіток – від білого, жовтого, усіх відтінків рожевого до червоного (рис. 26). Тичинки численні, у деяких видів – чутливі до подразнення. За нашими підрахунками у квітці *Hylocereus trigonus* понад 1000, а у *Selenicereus macdonaldiae* – понад 600 тичинок.

Зав'язь верхня. Рослини з роду *Frailea* мають клейстогамні квітки, що не розкриваються за несприятливих умов і здатні до самозапилення. Деякі представники цієї підродини мають цефалій або псевдоцефалій. Цефалії характерні для рослин роду *Melocactus*, псевдоцефалії – *Pilosocereus*. Квітки запилюються комахами, птахами (колібрі), кажанами. Велика група рослин має нічні квітки (*Cereus*, *Hylocereus*, *Selenicereus*).

Плоди – соковиті або сухі ягоди, різноманітні за кольором і формою, від 2–3 мм до 10 см у діаметрі (рис. 27). Насіння переважно дрібне, гладеньке або шершаве. У плодах може міститися від 1–3 до 1500 насінин.



Рис. 26. Будова квітки *Echinocereus*, типова для представників підродини *Cereoideae*



а



б

Рис. 27. Плоди рослин родини Cactaceae: а – *Mamillaria bocasana*, підродина *Cereoideae*; б – *Rhodocactus grandifolius*, підродина *Pereskioideae*

У межах підродини виділено 9 триб, у двох із яких представлені кактуси тропічного лісу. Ці рослини вирізняються листкоподібними пагонами та є епіфітами або напівепіфітами (*Rhipsalis*, *Lepismium*). Вважають, що такий спосіб життя й тип пагонів є вторинним пристосуванням до виживання у вологіших умовах унаслідок зміни клімату в регіоні.

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна можна ознайомитися з більш ніж 1000 видами цієї підродини: *Blossfeldia liliputana*, *Cereus peruvianus*, *Cleistocactus strausii*, *Hylocereus trigonus*, *Mamillaria hahniana*, *Mamillaria prolifera*, *Melocactus maxonii*, *Rhipsalis rhombea*, *Rhipsalis prismatica* тощо.

Родина Aizoaceae

Спеціалізована родина, переважно листкові сукуленти. Тільки представників родів *Brownanthus* та *Psilocaulon* можна вважати належними до стеблових сукулентів.

Рослини цієї родини здебільшого невеликі за розмірами й перебувають у стані спокою більшу частину року. Деякі представники родини (*Lithops*, *Conophyllum*) є прикладом мімікрії – зовнішньої подібності рослини до каміння. Тому й нині описують нові види й вирішують питання систематики цієї родини. Рослини родини Aizoaceae відомі в Європі із XV–XVI ст., коли почалася колонізація Африканського континенту.

За системою А. Тахтаджяна [67] до родини *Aizoaceae* належать рослини 100–120 родів і близько 2450 видів. Родина поділена на 6 підродин. Її сукулентні представники належать до двох підродин: *Mesembryanthemoideae* (*Aptenioideae*), *Ruschioideae*. Існують різні погляди на систематику сукулентних айзоонових. У 1753 р. К. Лінней [41] у родині *Aizoaceae* виділив надзвичайно багатий видами рід *Mesembryanthemum*. Проте зовнішній вигляд видів був настільки різноманітний, що у 1821 р. А. Хаворт [93] поділив рід на секції й описав кілька нових родів. Згодом було досліджено багато нових видів, особлива увага приділялась морфологічній будові плодів, що дало можливість Н. Брауну [93] розробити ключ для визначення родів. У 1908 р. А. Бергером [93] було опубліковано книгу "Мезембріантемові та Портулакові", в якій автор узагальнив існуючі до того часу роботи й розробив ключ для визначення видів. У 1926 р. Г. Швант і К. Дінтер [93] описали багато видів, знайдених у Південно-Західній Африці, і віднесли їх до нових родів. Складно перерахувати всіх ботаніків, що займалися збиранням і описом нових видів. З'явилась така велика кількість видів і родів, в якій орієнтуватися було дуже важко. Тому виникла необхідність систематизувати існуючі дані для роду *Mesembryanthemum*. Більшість учених дійшли висновку, що з родини *Aizoaceae* необхідно виділити родину *Mesembryanthemaceae*, в яку об'єднати понад 120 родів. Родова назва *Mesembryanthemum* залишилась тільки для деяких трав'янистих видів. Проте не всі ботаніки дотримуються такого погляду. За сучасною системою родину *Aizoaceae* поділяють на п'ять підродин: *Aizoideae*, *Ruschioideae*, *Mesembryanthemoideae* (*Aptenioideae*), *Sesuvioideae*, *Tetragonioideae*.

Сукулентні представники цієї родини належать до двох підродин: *Mesembryanthemoideae*, *Ruschioideae*. Найбільшою за кількістю родів є підродина *Ruschioideae*, до складу якої входить 112 родів. На сьогодні достатньо повною є монографія Х. Хартман [85], в якій розглянуто питання систематики, географії, екології, наведено ключ для визначення родів, короткий опис родів і видів рослин даної родини.

Ареал – Південна й Південно-Західна Африка, нечисленні види в Австралії, Новій Зеландії, Чилі, Перу (Південна Америка), США, Мексиці (Північна й Центральна Америка), де вони

ростуть у пустелях Наміб і Калахарі, парковій савані Південної Африки, злаково-чагарникових пустелях Південної Африки, склерофільних чагарникових саванах Австралії, тихоокеанських тропічних прибережних пустелях Чилі.

Рослини з родини Aizoaceae є багато-, рідше – дво- та однорічними травами, кущиками, напівкущиками. Напрямок росту пагонів ортотропний або гетеротропний. Стебла рослин деяких видів редуковані й не перевищують кількох міліметрів заввишки. Листкові пластинки цілокраї, іноді край зубчастий, прилистки відсутні. Листкорозміщення супротивне, іноді листки зібрані в розетку.

За зовнішніми ознаками виділяються рослини, що мають 1–2 пари майже зрослих між собою листків (*Lithops*, *Conophyllum* тощо). Поверхня листків гладенька; часто вкрита восковим нальотом, волосками або невеликими блискучими міхурцями, що добре відбивають сонячні промені. Рослини з родів *Lithops*, *Fenestraria*, *Frithia* є віконцевими.

Квітки деяких видів зібрані в термінальні суцвіття (*Bergeranthus*), у більшості – поодинокі. Вони актиноморфні, двостатеві, елементи покривних тканин квітки разом із тичинками формують покривно-тичинкову трубку, пелюстки численні жовті, білі, рожеві, оранжеві, синкарпна зав'язь несе від 1–5 до численних плодолистиків (рис. 28). Квітки розкриваються у більшості видів опівдні, іноді ввечері, дуже рідко – уночі.



а



б

Рис. 28. Морфологічні особливості квіток рослин родини Aizoaceae:

а – *Fenestraria rhopalophylla*; б – *Nananthus transvaalensis*

Плід – локуліцідна коробочка з одно- або багатонасінними капсулами, що розкриваються у вологому середовищі (рис. 29).

В оранжереї Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна можна ознайомитися із представниками родів *Bergeranthus*, *Conophyllum*, *Delosperma*, *Faucaria*, *Glotiophyllum*, *Lampranthus*, *Lithops*, *Oscularia*, *Pleiospilos*, *Trichodiadema* тощо.



Рис. 29. Плоди *Lampranthus roseus*

Родина Didiereaceae

Спеціалізована, невелика за обсягом родина, представлена багаторічними листко-стебловими сукулентами.

Родина налічує 4 роди та 11 видів. Найбільший рід – *Alluaudia* (6 видів). Монотипним є рід *Decarya*. Роди *Didierea* та *Alluaudiopsis* містять по два види.

Рослини є ендеміками о. Мадагаскар і зустрічаються лише в його південній і південно-західній частинах. Вони ростуть у ксерофітних лісах або заростях колючих чагарників, часто разом із сукулентними молочаями на вапнякових, кам'янистих або піщаних ґрунтах, іноді в горах на висоті 900–1200 м над рівнем моря.

Рослини за габітусом нагадують кактуси або кактусоподібні молочаї. За анатомо-морфологічними ознаками рослини цієї родини найближчі до представників родин Cactaceae та Portulacaceae. Це дерева заввишки 10–15 м або кущі заввишки 2–6 м, стовбури й гілки яких укриті шипами. Для представників родини характерна наявність двох типів пагонів: довгих із невеличкими листками, що швидко опадають, і вкорочених, що розвиваються в пазухах листків довгих пагонів і гомологічні до ареол у кактусів. На вкорочених пагонах розміщені поодинокі або групами шипи, листки (по два або в пучках) і квітки. У природних умовах листки опадають із початком посушливого періоду (квітень–травень), і протягом п'яти місяців рослини залишають-

ся без листків. Квітки зібрані у цимозні суцвіття, здебільшого дводомні. Плід сухий, не розкривається.

У Ботанічному саду ім. акад. О. В. Фоміна родина представлена видами *Alluaudia montagnacii*, *A. dumosa*, *Didierea trolleei*.

Родина **Portulacaceae**

Серед представників родини далеко не всі види є сукулентами, але за сучасними даними їх стає все більше.

Усього в родині нараховують до 20 родів і понад 500 видів. У межах родини виділено дві підродини: *Portulacideae*, *Montioideae*.

Сукулентні рослини підродини *Portulacideae* належать восьми родам, серед яких п'ять представлено лише сукулентами: *Anacampseros*, *Calandrinia*, *Ceraria*, *Lewisia*, *Portulacaria* – усього майже 70 видів. Рід *Anacampseros* найбільший за обсягом і об'єднує майже 50 видів. За сучасною номенклатурою із цього роду виділено три роди.

Ареал сукулентних представників родини охоплює Південну й Південно-Західну Африку, Північну й Центральну Америку, Північну та Східну Австралію, де вони ростуть у чагарниковій савані або пустелях і напівпустелях, серед каміння.

Рослини є листовими сукулентами, але їх стебла також достатньо соковиті. Їх можна назвати листко-стебловими сукулентами. За життєвою формою це кустики або (частіше) трав'янисті багаторічники, іноді напівкустики. Листки суцільні, чергові або супротивні, часто зібрані в розетку, з луско- або щетинкоподібними прилистками. Для деяких представників роду *Anacampseros* (*A. papyracea*, *A. albissima*) листки редуковані, і лускоподібні прилистки повністю їх закривають (рис. 30).

Квітки зібрані в рихлі, малоквіткові суцвіття (від 2 до 7–10 квіток) або поодинокі, актиноморфні, двостатеві, оцвітина із 4–5 пелюсткоподібних листочків, від 1 до 10–15 мм у діаметрі, білого, рожевого, лілового кольорів. Характерною особливістю цвітіння представників родини є пристосування відкривати квітки всього на кілька годин тільки на яскравому світлі та здатність до клейстогамії й самозапилення. Плоди – невеличкі коробочки, насіння в яких дуже швидко визріває.



а



б

Рис. 30. а – лускоподібні прилистки *Anacampseros papyracea*;
б – розкриті квітки *A. rufescens*

В оранжереях Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна можна познайомитися з *Portulacaria afra*, *Anacampseros karasmontana*, *A. lanceolata*, *A. tomentosa* тощо.

Порядок VIOLALES

Порядок великий за обсягом, до його складу належать 14 родин, але тільки в одній є сукулентні рослини.

Родина Passifloraceae

У родині Passifloraceae 20 родів і до 650 видів, поширених у тропіках і субтропіках, переважно в Америці та Африці, незначна кількість – в Азії, Новій Гвінеї, Австралії, Новій Зеландії. До сукулентів належать рослини родів *Adenia* та *Modecca*.

Представники цієї родини – чагарники або трави, часто повзучі завдяки пазушним вусикам, рідко – дерева. Листки чергові, суцільні або лопатеві, у деяких видів – з нектарними залозками на черешку, дрібними прилисками, що опадають. Квітки здебільшого двостатеві, іноді одностатеві, актиноморфні, п'ятичленні. Плід – коробочка або ягода.

Сукулентні представники родини, близько 20 видів, поширені в Південній, Південно-Західній Африці, на о-вах Мадагаскар і Сокотра. Вони мають товсті стовбури – до 2 м у діаметрі, і тонкі, нечисленні пагони до 1–3 м завдовжки, які в деяких видів – колючі. Листки цілокраї, 3–5-лопатові або пірчасторозсічені, у деяких видів – редуковані.

У Ботанічному саду ім. акад. О. В. Фоміна рід представлено видом *Adenia glauca*.

Порядок CUCURBITALES

До порядку за А. Тахтаджяном [67] належать дві родини, але тільки в родині Cucurbitaceae є сукуленти.

Родина Cucurbitaceae

У родині до 130 родів і близько 1000 видів, поширених у тропіках і субтропіках обох півкуль, незначна кількість – у помірних і холодних широтах. Здебільшого це одно- або багаторічні виткі, сланкі трави з вусиками – видозміненими пагонами. Нижня частина вусика має стеблове, а витка – листкове походження.

Рослини з більше ніж 20 родів належать до сукулентів: *Kedrostis*, *Momordica*, *Neosomitra*, *Xerosicyos*, *Zehneria*. Вони поширені в Північній і Південній Америці, Північній, Південній, Південно-Західній Африці, деякі види – на о. Мадагаскар.

Це переважно багаторічні рослини: напівдеревні кущики з більш-менш розвиненим каудексом або кущики з виткими стеблами.

Листки чергові, прості або пальчасто-, пірчастолопатові чи роздільні, без прилистків. Квітки в пазушних, малоквіткових суцвіттях, що іноді редуковані до однієї квітки, одно- або дводомні, дуже рідко – двостатеві, актиноморфні, найчастіше – п'ятичленні. Плід – ягода або гарбуз (рис. 31).

До сукулентів належить також єдиний у родині деревоподібний вид – *Dendrosicyos socotrana*, який має м'ясистий, соковитий, конусоподібний стовбур зі світло-сірою корою, до 6 м заввишки й до 1 м у діаметрі.



Рис. 31. Квітки та плоди *Kedrostis africana*

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна можна побачити *Kedrostis africana*, *Momordica rostrata*, *Neoalsomitra podagrica*, *Xerosicyos decaryi* тощо.

Порядок Euphorbiales

Єдиною родиною цього порядку, до складу якої входять сукулентні рослини, є родина Euphorbiaceae.

Родина Euphorbiaceae

Родина дуже велика й надзвичайно гетерогенна, до неї належать майже 300 родів і близько 7500 видів, поширені переважно у тропічних і субтропічних країнах. Деякі представники зустрічаються також у помірних і холодних широтах, проте головними центрами їх поширення є тропічна Південна Америка, тропічна Африка, Південна й Південно-Східна Азія.

Родина поділена на п'ять підродин: *Phyllanthoideae*, *Oldfieldioideae*, *Acalyphoideae*, *Crotonoideae*, *Euphorbioideae*.

Тільки до трьох із них належать сукулентні рослини: підродина *Phyllanthoideae* з одним родом *Phyllanthus*, де є обмежена кількість сукулентів; *Crotonoideae* – з одним родом *Jatropha*; *Euphorbioideae* – з п'ятьма родами, де є сукулентні рослини: *Elaeophorbia*, *Euphorbia*, *Monadenium*, *Pedilanthus*, *Synadenium*, *Stenadenium*. Отже, сукуленти є всього у 8 родах із трьох

підродин, що становить, за даними різних дослідників, від 600 до 800 видів і близько 10 % видів родини. До родів *Monadenium*, *Synadenium*, *Stenadenium* належать тільки сукуленти, а рід *Euphorbia* лише на 1/3 представлений сукулентами.

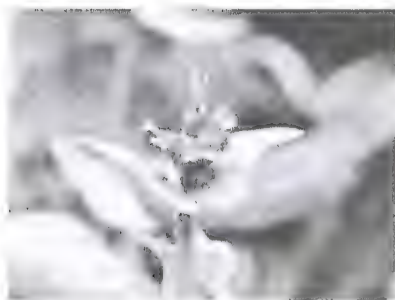
Ареал сукулентних рослин родини розірваний. Представники родів *Pedilanthus* та *Jatropha* характерні переважно для тропічних районів Південної, Північної й Центральної Америки, інших родів – для тропічних і субтропічних районів Південної, Південно-Східної Африки, о. Мадагаскару, Канарських о-вів, Аравійського п-ова. Це сукулентні та склерофітно-сукулентні пустелі Карру, паркова та акацієво-молочайна савани Південної Африки, савани й рідколісся Ефіопського плато та Східноафриканського плоскогір'я, рівнини Трансваалю, гірські області Африки та о. Мадагаскар. Таким чином, сукулентні види родини зустрічаються на трьох континентах: в Африці, Америці та Азії.

Серед сукулентів із родини Euphorbiaceae переважають стеблові, і тільки деякі види можуть вважатися листково-стебловими (*E. cylindrifolia* та *E. decaryi*). Такі рослини вирізняються не тільки потовщеними стеблами, а й листками.

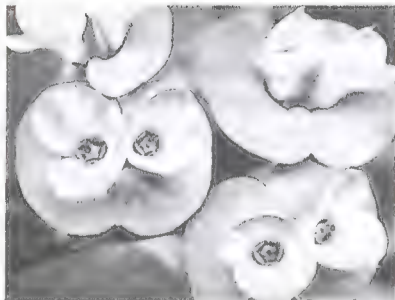
За життєвими формами сукулентні представники родини є деревами, кущами, кущиками, дуже рідко – багаторічними травами. Листорозміщення чергове, іноді супротивне чи кільчасте. Листки прості, рідше складні, з пірчастим або пальчастим жилкуванням, здебільшого із прилистками, які іноді перетворені на волоски, залозки або колючки, часто редуковані до лусочок, що з'являються на молодих пагонах і швидко опадають. Листкові пластинки в переважній більшості видів несуккулентні, сезонні. У межах групи сукулентних *Euphorbia* можна спостерігати різний ступінь редукції листків: від черешкових, справжніх, близько 20 см завдовжки до лускоподібних, довжина яких не перевищує 0,5–0,7 мм.

Квітки в суцвіттях різних типів, актиноморфні, з подвійною оцвітиною чи безпелюсткові, іноді зовсім без оцвітини, п'ятичленні, іноді три- або чотиричленні. Для *Euphorbia*, *Monadenium*, *Synadenium* характерні одностатеві квітки, зібрані в редуковане цимозне суцвіття – циатій, що складається з поодинокі жіночої й кількох чоловічих квіток і виконує функцію двостатевої ентомофільної квітки. Циатії оточені приквітками, забарвленими пе-

реважно в зеленувато-жовтий колір, але в деяких видів вони червоні, рожеві, темно-рожеві, коралово-червоні, розміщені одиночно або зібрані в китице-, зонтикоподібні суцвіття. Найрозповсюдженішим видом є *Euphorbia milii*, що має кілька різновидів і форм із різним забарвленням приквіток (рис. 32, 33).



а



б

**Рис. 32. Цятії сукулентних рослин роду *Euphorbia*:
а – *E. monteiri*; б – *E. milii* var. *splendens***



а



б

**Рис. 33. Цятії рослин родини Euphorbiaceae:
а – *Jatropha podagrica*; б – *Monadenium coccineum***

Для окремих видів сукулентних молочаїв характерна дводомність, коли на одних екземплярах розвиваються чоловічі цятії, а на інших – жіночі. Найвідомішими дводомними видами в колекціях ботанічних садів і в аматорів є *E. obesa*, *E. valida*, *E. meloformis*.

Плід – тригнізда коробочка (регма), що при досяганні розпадається на окремі гнізда, іноді ягода, рідко – кістянка. За високої температури навколишнього середовища коробочка розпадається з такою силою, що насіння виптовхується із гнізда на відстань кількох метрів.

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна представлені *Euphorbia decaryi*, *E. grandicornis*, *E. milii* та деякі її сорти, *E. obesa*, *E. neglecta*, *E. tirucalli*, *Monadenium stapelioides*, *M. coccineum*, *Synadenium grantii* тощо.

Порядок SAXIFRAGALES

Найбільшою спеціалізованою родиною у цьому порядку є родина Crassulaceae, 99 % видів якої – сукуленти.

Родина Crassulaceae

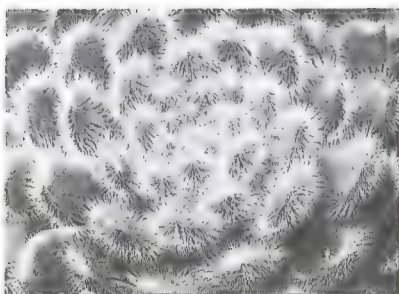
Родина Crassulaceae була описана А. Кандолем [93] у 1805 р., а її систематика – детально розроблена А. Бергером [80] наприкінці ХІХ – початку ХХ ст. За цією систематикою в родині виділяється шість підродин: (*Crassuloideae* – 6 родів, *Kalanchoideae* – 3 роди, *Cotyledonoideae* – 6 родів, *Sempervivoideae* – 5 родів, *Sedoideae* – 10 родів, *Echeverioideae* – 5 родів). Надалі систематики вносили зміни, але вони стосувалося здебільшого окремих родів, а не родини у цілому.

Н. Цепкова [75] у 1979 р. запропонувала нову систему Crassulaceae на основі результатів каріологічних, ембріологічних, фітогеографічних досліджень рослин родини. Кількість родів (33) та їх обсяг збігаються із системою А. Бергера [80], проте кількість підродин скоротилося із шести до двох. З них першу підродину – *Sedoideae* – поділяють на 5 триб і 10 підтриб, а другу – *Kalanchoideae* – на 1 трибу та 2 підтриби. Нині визнаною є система А. Тахтаджяна [67], за якою родина Crassulaceae налічує близько 35 родів і 1450 видів, за деякими даними – до 1700 видів і поділяється на 4 підродини: *Crassuloideae*, *Echeverioideae*, *Kalanchoideae*, *Sedoideae*.

Ареал родини охоплює майже всі аридні й напіваридні регіони земної кулі, але головним чином – Середземномор'я, Південну Африку й Мексику, Мадагаскар, Канарські о-ви.

Рослини з родини Crassulaceae – переважно листові сукуленти. Листки прості, рідше складні (*Kalanchoe pinnata*). Край листової пластинки рівний, зубчастий або дещо звивистий. У деяких видів по краях листка у виїмках між зубцями утворюються виводкові бруньки. Листкорозміщення чергове, супротивне, кільчасте. У багатьох видів листки зібрані в розетки. Поверхня листової пластинки гладенька, покрита волосками, восковим нальотом. Листки м'ясисті, різноманітні за формою, зелені, сіро-голубі, голубуваті, іноді з червонуватим краєм (рис. 34).

Стеблові сукуленти менш характерні для Crassulaceae. Це переважно рослини з роду *Tylecodon* (*T. paniculata* – стебло заввишки 2 м, діаметром 0,6 м). Цей рід був виділений Г. Толкеном [88] із роду *Cotyledon* і описаний ним у 1978 р.



а



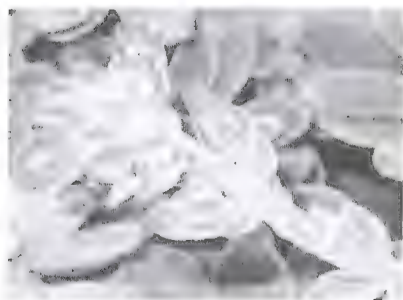
б

Рис. 34. Розетка листків:

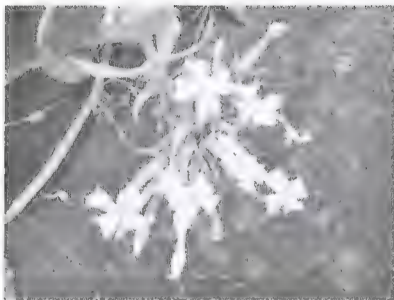
а – *Echeveria setosa*; б – *Pachyphytum oviferum*

Квітки у видів Crassulaceae двостатеві, актиноморфні. За положенням у просторі квітки бувають прямостоячі та звисаючі. Оцвітина здебільшого 4–5-членна, до 32-членної. Чашечка може бути роздільною, розсіченою, лопатевою, зубчастою. Поверхня її гладенька або опушена, часто вкрита восковим нальотом. Пелюстки вільні, більш-менш зрослі або повністю зрослі. Віночок забарвлений у білий, рожевий, жовтий, оранжевий, червоний кольори. Тичинкові нитки зростаються із трубкою віночка при її основі, на

середині або майже по всій довжині. Плодолистки вільні або частково зрослі. При основі плодолистиків містяться нектарники. Квітки зібрані здебільшого в багатоквіткові верхівкові, іноді пазушні суцвіття (рис. 35). Плід – багатolistянка. Для цих рослин характерне перехресне запилення. У природних умовах квітки запилюються бджолами, мухами, джмелями, пташками.



а



б

Рис. 35. Квітки й суцвіття рослин родини Crassulaceae:
а – *Echeveria leucotricha*; б – *Kalanchoe schimperiana*

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна представлено рослини всіх підродин: *Aeonium arboreum*, *A. decorum*, *Crassula brevifolia*, *C. cordata*, *C. portulaca*, *Echeveria agavoides*, *E. laui*, *E. leucotricha*, *Kalanchoe beharensis*, *K. blossfeldiana*, *K. fetschenkoi*, *Pachyphytum oviferum*, *Sedum mexicanum*, *S. morganianum*, *S. rubrutinctum*, *Sinocrassula yunnanensis*, *Tacitus bellus*.

Порядок RUTALES

Великий порядок, до якого належать 16 родин. Тільки одна з них має у своєму складі сукуленти.

Родина Burseraceae

Родина Burseraceae нараховує до 20 родів і близько 600 видів, поширених у тропічних і субтропічних країнах. До сукулентів належать рослини родів *Bursera*, *Commiphora*.

Представники роду *Bursera* розповсюджені на Американському континенті, переважно в Мексиці (пустеля Сонора) і США (штати Каліфорнія, Колорадо, Аризона), а роду *Commiphora* – на Африканському континенті, переважно в Південній і Південно-Східній Африці, на о. Мадагаскар, Аравійському п-ові та в Індії в сухих саванах, часто серед чагарникових заростей.

Це карликові листопадні дерева з невисоким стовбуром або кущі. З віком стовбур потовщується. У культурі можна спровокувати активніше потовщення стебла регулярним прищипуванням пагонів (рис. 36).

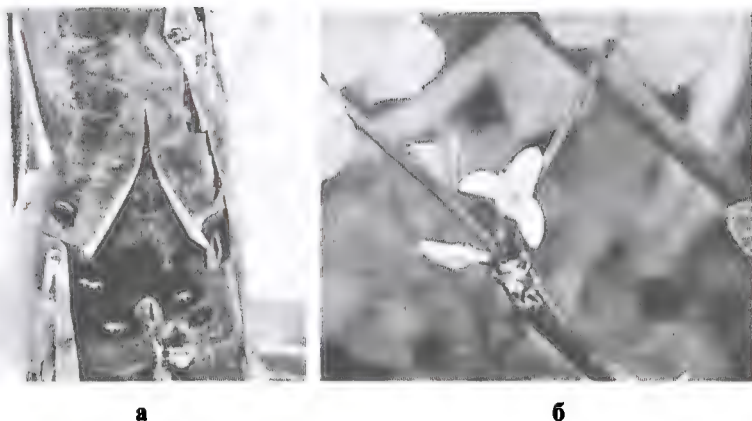


Рис. 36. Сукулентні рослини роду *Burseraceae*:
а – фрагмент молодого стовбура *Bursera fagaroides*; б – квітка

Листки чергові чи супротивні, здебільшого пірчастоскладні, найчастіше без прилистків. Квітки дрібні, одностатеві, іноді двостатеві, 4–5-членні, зібрані в суцвіття – волоть, китиця, колос. Плід – 1–5-насінна ягода.

Цікавою особливістю рослин цих двох родів є наявність численних секреторних каналів у флоемі, в яких нагромаджуються смоли.

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна можна познакомиться з *Bursera fagaroides*, *Commiphora abissinica*.

Порядок VITALES

До цього порядку належать лише дві родини, з яких тільки в родині Vitaceae є сукулентні рослини.

Родина Vitaceae

У родині Vitaceae до 11 родів і понад 700 видів, поширених у тропічних і субтропічних країнах, незначна кількість видів зустрічається в помірних областях.

До сукулентів належать рослини з родів *Cissus*, *Cyphostemma* – усього близько 20 видів, поширених переважно в Південній і Південно-Західній Африці та на о. Мадагаскар.

Сукулентні представники родини за життєвими формами – пігмейні дерева, напівкущі та кущі з ліаноподібними пагонами. Кущі мають потовщені, членисті пагони, напівкущі – каудекс (у деяких видів, наприклад у *Cyphostemma laza* – до 1 м у діаметрі й до 2 м заввишки) і трав'янистий пагін, більша частина якого відмирає під час посушливого сезону. Сукулентні пігмейні дерева також мають потовщений стовбур, який може досягати при основі 25 см і більше у діаметрі.

Листки всіх представників родини чергові, дуже рідко супротивні, здебільшого прості, часто пальчастолопатові, іноді пірчато- або пальчастоскладні, трійчасті або двічі трійчасті. Вусики характерні як для несуккулентних, так і для сукулентних видів родини. Для пігмейних дерев характерна гетерофілія. Квітки здебільшого у цимозних суцвіттях, дрібні, зеленуваті, двостатеві, 5- або 4-членні (рис. 37).

Плоди – м'ясисті, соковиті або майже сухі ягоди.

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна можна побачити *Cissus quadrangularis*, *C. bainesii*, *Cyphostemma laza*.

Порядок GENTIANALES

Порядок великий за обсягом. До нього належать 13 родин, дві з яких мають сукулентних представників із цікавими морфологічними пристосуваннями до виживання в аридних умовах.

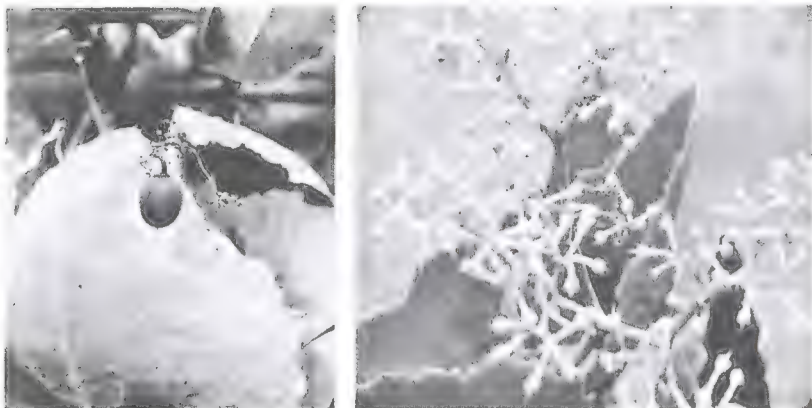


Рис. 37. Квіткн, суцвіт'tя та плід *Cissus bainesii*

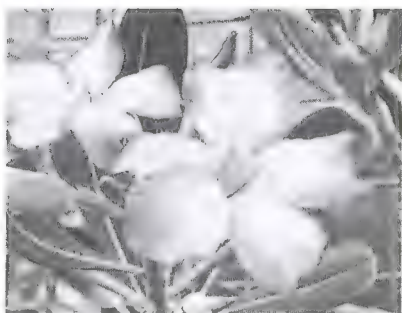
Родина Аросупасеае

Родина Аросупасеае нараховує близько 200 родів і понад 1500 видів, які поширені в тропічних і субтропічних країнах, окремі види зустрічаються в помірній зоні.

До сукулентів належать рослини трьох родів: *Adenium*, *Pachypodium*, *Plumeria*. Вони поширені переважно в Південно-Західній, Південній Африці та на о. Мадагаскар, а рослини роду *Plumeria* – у Мексиці, Перу й на Карибському узбережжі Центральної Америки.

Це переважно дерева, кущі або кущики. Основа стебла рослин родів *Adenium* та *Pachypodium* потовщена та є місцем збереження води й поживних речовин. Пагони рослин нечисленні, галуження починається тільки після того, як рослина досягне генеративного періоду. Листки суцільні, несуккулентні, сезонні, зібрані в розетки на верхівках пагонів. Для представників родини характерна наявність молочних каналів.

Суцвіт'tя верхівкове. Квіткн зібрані в рацимозні чи цимозні суцвіт'tя, актиноморфні, найчастіше п'ятичленні, з більш-менш довгою квітковою трубкою (рис. 38). Тичинкн короткі, зрослі, із квітковою трубкою. Плоди складаються із двох листянок, що відкриваються по швах. Численні насінини мають волоски і пристосовані до аерохорії.



а



б

**Рис. 38. Квітки й суцвіття сукулентних рослин родини Аросупасеае:
а – *Adenium obesum*; б – *Pachypodium succulentum***

В оранжереї Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна можна побачити *Adenium obesum*, *Pachypodium lamerei*, *P. succulentum*, *Plumeria rubra*.

Родина Asclepiadaceae

Велика родина, представники якої поширені переважно у тропічному кліматі. За даними різних авторів налічує від 240 до 250 родів і від 2000 до 3500 видів рослин. Четверта частина видів родини (від 700 до 1000) з більш ніж 60 родів є сукулентними рослинами. Родина складається із трьох підродин: *Periplocoideae*, *Secamonoideae*, *Asclepiadoideae*.

Більшість сукулентів належать до підродини *Asclepiadoideae*. Найбільші за обсягом роди: *Brachystelma* (122), *Ceropegia* (160), *Cynanchum* (57), *Hoya* (55), *Stapelia* (47). Представники родини за анатомо-морфологічною будовою близькі до Аросупасеае, що надає підставу систематикам об'єднувати їх в одну родину.

Сукулентні представники родини Asclepiadaceae поширені в Південній, Південно-Східній Африці, Австралії й на узбережжі п-овів Індійського та Індостан.

Рослини дуже різноманітні за життєвими формами й морфологічними особливостями. Серед них є стеблові й листкові сукуленти. Слід зазначити, що тільки у цій родині є стеблові сукуленти із трав'янистими пагонами.

Це кущі, кущики, але частіше – трав'янисті рослини. Стебла ортотропні або гетеротропні, часто зустрічаються рослини з виткими або лазячими стеблами. Корені представників окремих родів соковиті (*Brachystelma*). Деякі види *Ceropegia* мають надземні й підземні бульби.

Листки прості, черешкові, супротивні, цілокраї, від видовжено-лінійних до лінійно-трикутних, з тупим або загостреним апексом, більш-менш м'ясисті, опушені або гладенькі. Один вид із роду *Dischidia* (*D. major*, синонім – *D. rafflesiana*) має два типи листків: плоскі та мішкоподібні, м'ясисті, з невеличким отвором при основі. У цей отвір за недостатньої кількості вологи проростають корінці рослини. Листки у представників деяких родів (*Huernia*, *Stapelia*, *Piaranthus*), переважно стеблових сукулентів, редуковані.

Квітки зібрані у цимозні багатоквіткові або малоквіткові, іноді багаторічні (*Hoya*) суцвіття, з більш-менш редукованими осями, що зовні нагадують зонтик або півзонтик. У межах родини спостерігається редукція суцвіть до однієї квітки (*Ceropegia*). Розміри квіток варіюють від 3–4 мм до 20 см, забарвлення – від білого, через усі відтінки жовтого й коричневого до темного бордо, часто із численними волосками на пелюстках, запах – від приємного до різкого запаху гнилого м'яса. Вони високо спеціалізовані та пристосовані до ентомофілії (рис. 39–41).

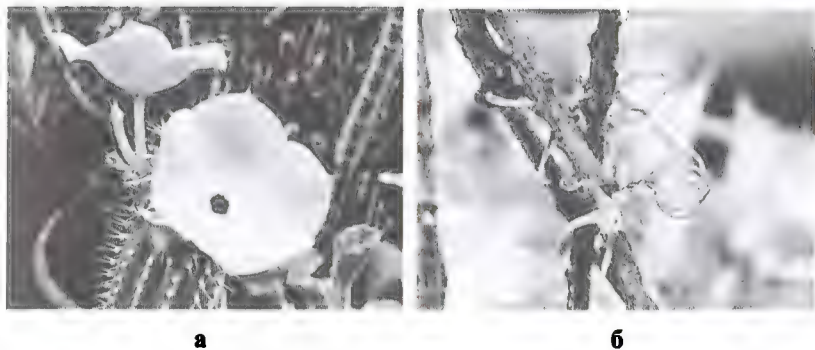
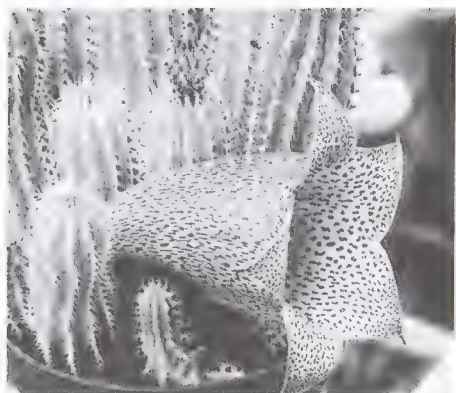
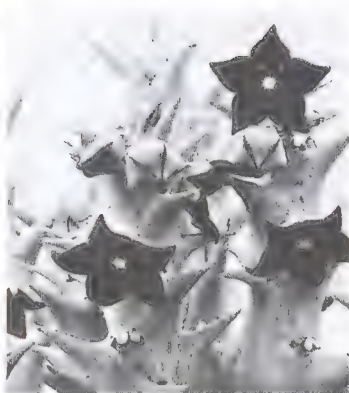


Рис. 39. Квітки рослин із родини Asclepiadaceae:
а – *Hoodia gordonii*; б – *Cynanchum marnierianum*



а



б

**Рис. 40. Квітки рослин із родини Asclepiadaceae:
а – *Decabelone barklei*; б – *Caralluma hesperidum***



а



б

**Рис. 41. Квітки рослин із родини Asclepiadaceae:
а – *Ceropegia stapeliaeformis*; б – *Stapelia grandiflora***

Квітки п'ятичленні, актиноморфні, оцвітина різна за формою: колесо-, воронко-, дзвоникоподібна. У центрі оцвітини містяться одна або кілька коронок, утворених із придатків оцвітини, дуже скорочених тичинкових ниток або стерильних частин пиляків, що розрослися. Крім цього, пиляки всіх тичинок об'єднані в кільце (гіностегій), яке зростається з коротким стовпчиком маточки. Приймочка маточки розташована у центрі коронки, прикрита пиляками. Нектарники також містяться біля пиляків, і нектар доступний тільки комахам, що мають товстий і короткий хоботок. Для багатьох видів із Південної Африки – це мухи, одні з небагатьох комах, які можуть жити в аридних умовах.

Плоди – сидяча відхилена ланцетоподібна дволистянка із загостреним кінчиком, від 3–4 до 15 см завдовжки, яка розкривається по шву. Насінини плоскі, світло- або темно-коричневі, несуть чубчик із світлих волосків.

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна можна ознайомитися із *Ceropegia sandersonii*, *C. stapeliaeformis*, *Cynanchum marnierianum*, *Hoya australis*, *H. bella*, *Huernia macrocarpa*, *H. pillansii*, *Stapelia grandiflora*, *S. variegata*.

КЛАС LILIOPSIDA

Порядок AMARYLLIDALES

У межах класу Liliopsida сукуленти є тільки в підкласі Liliidae. Найбільша кількість родин із сукулентами належить до порядку Amaryllidales. Це родини Asphodelaceae, Hyacinthaceae, Agavaceae, Amaryllidaceae, Dracenaceae.

Родина Agavaceae

Спеціалізована родина, представлена листковими сукулентами. До неї належать біля 450 видів рослин із 10 родин. Складається із двох підродин: *Yuccoideae*, *Agavoideae*.

Перша підродина представлена в колекції одним родом (*Yucca*), а друга – трьома (*Agave*, *Furcraea*, *Manfreda*). Представ-

ники родини поширені в аридних і напіваридних областях Південної, Північної та Центральної Америки, а також на о-вах Карибського басейну. Зустрічаються в заростях ксерофільних чагарників або серед трав'янистої рослинності. Центром видового різноманіття є Мексика, в окремих районах якої представники родини становлять основу ландшафту.

За життєвими формами – це розеткові кущі й кущики, іноді дерева. Більшість представників родини мають монокарпічні пагони. Стебла добре розвинені, прямостоячі або вилигаючі, частіше редуковані (більшість видів *Agave*), здерев'янілі. Листки стеблообгортні, більш-менш м'ясисті, шкірясті, лінійні, мечеподібні або видовжено-трикутні, від темно- до сіро-зелених, зібрані в розетку, діаметр якої, залежно від виду, становить від 3–4 см (*Agave pumila*) до 4,5 м (*A. franzosini*). Кількість листків у розетці може бути від 10–15 до 200 шт. Листки багатьох видів мають міцні шипи по краях і на верхівці.

Квітконіс простий або складний, розгалужений на пагони першого, часто – другого порядку. У деяких рослин квітконіс у природних умовах може досягати 8–12 м заввишки. Такі рослини цвітуть у віці 5–15 років, інші – у 50 і навіть 100 років. Квітки зібрані у великі колоси, китиці або волоті, здебільшого двостатеві, актиноморфні, світлі із жовтуватим або зеленуватим, іноді – яскравим фіолетовим відтінком (рис. 42). Квітки розкриваються в акропетальній послідовності.



а



б

Рис. 42. Квітки й суцвіття рослин роду *Agave*:
а – суцвіття *A. attenuata*; б – квітка *A. celsii*

Формула квітки – $P_{3+3}, A_{3+3}, G_{(3)}$; тичинки у 2–3 рази перевищують довжину оцвітини. У природі рослини запилюються птахами, кажанами, великими комахами. В агав у суцвітті, при основі квітконіжок, утворюються бульбоцибулини, що є одним із природних способів вегетативного відновлення цих рослин. Плід – коробочка або ягода.

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна представлено *Agave americana*, *A. attenuata*, *A. stricta*, *A. victoriae-reginae*, *Dasyllirion glaucophyllum*, *Furcraea selloa*.

Родина **Asphodelaceae**

Майже 35 % представників родини Asphodelaceae – сукулентні рослини. Родина складається із двох підродин – *Anthericoideae* та *Asphodeloideae*, остання представлена лише сукулентами. Сукулентні рослини із цієї родини різні систематики включають до родин Liliaceae, Asphodelaceae або Aloeaceae.

За системою А. Тахтаджяна [67] до родини Asphodelaceae належить близько 50 родів і понад 1400 видів рослин, з яких представники 15 родів і майже 500 видів – до сукулентів. Це насамперед великі за обсягом роди *Aloe*, *Haworthia*, *Gasteria*. За Р. Брамметом [81] усі сукулентні рослини належать до родини Aloeaceae.

Батьківщина цих рослин – Південна й Південно-Східна Африка, о. Мадагаскар, де вони ростуть у заростях ксерофітних чагарників по берегах пересихаючих річок, у саванах, на схилах гір і пагорбів, піднімаючись на висоту до 3000 м над рівнем моря. За даними деяких дослідників, алое інтродуковані в багатьох тропічних і субтропічних країнах Старого й Нового світу.

Рослини різні за життєвими формами – дерева, кущі, кущики, багаторічні трави. Пагони мають ортотропний або гетеротропний напрямок росту. Це листові сукуленти з більш-менш м'ясистими, стеблообгортними листками. Листки ланцетоподібні, широко- або видовжено-трикутні, іноді ременеподібні, від 1–2 до 80–100 см завдовжки, від темно- до голубувато-зелених. Поверхня листка може мати світлі видовжені плями в попереч-

них стрічках (*A. saponaria*, *A. rauhii*), бородавки (*A. parvula*) або гострі колічки (*A. ferox*, *A. africana*). Краї листків зубчасті, рідко цілокраї. Кількість листків у розетці може бути від 2–3 (*Gasteria armstrongii*) до 100 і більше.

Квітконоси прості або складні, з'являються по одному чи по два – три в пазухах верхніх листків. Квітки на довгих квітконіжках, зигоморфні, червоні, рожеві, оранжеві, рідко – жовті або білі, циліндричні, часто здуті в основі, іноді дзвоникоподібні, зібрані в густі або рідкі китиці. Квітконіжки з папероподібними, видовжено-трикутними приквітками, що прикривають бутони на ранній стадії розвитку. Квітконіжки у процесі бутонізації, цвітіння й дозрівання плодів здійснюють поворот майже на 180° відносно квітконоса, що є пристосуванням до запилення, а потім – розповсюдження насіння (рис. 43).



а



б

Рис. 43. Квітки й суцвіття рослин родини Asphodelaceae:
а – *Aloe saponaria*; б – *Gasteria acinacifolia*

Плоди – сухі тригранні коробочки, що розтріскуються по швах. В умовах оранжерей рослини цвітуть навесні (квітень – травень), восени (вересень – жовтень), узимку (грудень – січень). Багато видів цвіте кілька разів на рік (*A. descoingsii*, *A. rauhii*, *A. obscura*).

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна представлено *Aloe arborescens*, *A. saponaria*, *A. ferox*, *A. ciliaris*, *Gasteria acinacifolia*, *G. armstrongii*, *Haworthia attenuata*, *H. limifolia*.

Родина Hyacinthaceae

Родина нараховує не менше 900 видів рослин із 40 родів, що ростуть в обох півкулях. За сучасними даними до сукулентів належать трохи більше 40 видів (15 родів), а за Г. Якобсеном [93] – усього 2 види із 2 родів.

Ареал сукулентних представників родини – Південно-Східна й Південна Африка.

Найбільш розповсюдженими в колекціях ботанічних садів і цікавими з погляду морфологічної будови є рослини роду *Bowiea*. Вони мають надземну зелену цибулину до 20 см у діаметрі, що складається із 8–10 товстих, м'ясистих, напівзамкнених лусочок (рис. 44). З віком утворюється дернина із 8–10 щільно притиснутих одна до одної цибулин. Справжні листки можна бачити тільки на молодій рослині (один чи два) – ланцетоподібні, до 10 см завдовжки. Кілька разів на рік на рослині з'являються зелені, виткі, сильно розгалужені квітконоси до 3 м завдовжки. Квітконіс є не тільки генеративним органом – він здатний синтезувати поживні речовини завдяки хло-



Рис. 44. Надземні цибулини *Bowiea volubilis*

ропластам, здійснювати метаболізм за рахунок продихів, які також містяться на квітконосі. Період життя квітконосу становить 3–4 місяці.

Квітки жовто-зелені, шестичленні, здатні до самозапилення. Зав'язь верхня. Плоди – сухі, видовжені коробочки, до 1 см завдовжки.

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна можна побачити *Bowiea volubilis*.

Родина *Amaryllidaceae*

Родина нараховує не менше 900 видів, які належать до 60–65 родів і розповсюджені переважно у тропічних і субтропічних областях обох півкуль. Родина поділена на 7 підродин, з яких тільки в одній – *Haemanthae* – є сукуленти. За Г. Якобсеном [93] до них належать тільки 2 види з роду *Haemanthus* – *H. coccineus* та *H. albiflos*, за У. Еглі [84] – 14 видів рослин із 5 родів.

Ареал сукулентних представників родини – Південна Африка, де вони ростуть на скелях і гірських схилах у тіні чагарників.

Найрозповсюдженішим у колекціях ботанічних садів є *Haemanthus albiflos*. Це багаторічна трав'яниста рослина, що має не більше двох пар листків. Нижня третина листків м'ясиста й утворює наземну цибулину, яка складається з основ чотирьох листків. З віком рослини утворюють щільну дернину. Листки несуккулентні, ременеподібні, із трихомами, численнішими по краях, до 20 см завдовжки і 7–8 см завширшки.

Квітконоси бічні. Квітки шестичленні, білі, зібрані в зонтикоподібне суцвіття, яке має світле покривало, утворене із шести обгортки. Тичинки й плодолистки виступають за межі оцвітини. Плоди – яскраво-червоні ягоди. Насіння із прозорим ендоспермом, зародок осьовий, набуває зеленого кольору при дозріванні насіння.

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна представлений *Haemanthus albiflos*.

Порядок ASPARAGALES

Родина Dracaenaceae

Невелика за обсягом родина, представлена 2 родами й майже 130 видами. До сукулентів належать рослини роду *Sansevieria* (60 видів).

Ареал роду диз'юнктивний, охоплює напіваридні райони Південної й Південно-Східної Африки, о. Мадагаскар, п-ови Аравійський та Індостан, о. Шри-Ланка. Сукуленти ростуть у нижньому ярусі чагарникових заростей.

Це багаторічні рослини з більш-менш довгими столонами. Столони більшості видів м'ясисті, підземні або надземні, до 3 см у діаметрі, у деяких видів – тонкі, довгі (до 70 см завдовжки), не перевищують 0,5 см у діаметрі. Надземні столони виконують кілька функцій: розмноження (брунька на його кінці), фотосинтез (наявність хлорофілу в клітинах) і запасливу. Це притаманно для *Sansevieria grandis*, *S. suffruticosa*, *S. zeilanica*. Листкорозміщення розеткове, кількість листків у розетці – від 1 до 15–20. Розетки монокарпічні. Листки жорсткі, м'ясисті, валькуваті або лінійні, завдовжки від 10 до 100 см і більше, здебільшого темно-зелені з більш-менш світлими плямами, зібраними в поперечні смужки. З віком утворюють більш-менш щільні дернини.

Суцвіття термінальні, колосо- або (рідше) зонтикоподібний тирс. Квітки двостатеві, трубчасті, у деяких видів – з довгою, зростаюю квітковою трубкою, до 9 см завдовжки (*S. kirkii*). Нектарники розташовані при основі квітконожок (рис. 45).



Рис. 45. Суцвіття
Sansevieria kirkii

Sansevieria trifasciata – один із найпоширеніших видів цього роду, має більше 100 форм і сортів, що відрізняються кольором і розмірами листків.

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна представлені *Sansevieria gracilis*, *S. kirkii*, *S. roxburgiana*, *S. senegambica*, *S. suffruticosa*, *S. trifasciata*.

Родина Nolinaceae

У родині Nolinaceae – 3 роди та близько 40 видів. Це багаторічні трави, дерева або куші. Ростуть у пустелях, напівпустелях і сухих чагарникових заростях Північної Америки. До сукулентів належать представники невеликого роду *Nolina* (синонім *Beaucarnea*), кількість видів у якому коливається від трьох до п'яти за різними авторами. Рослини роду поширені в Мексиці.

Представники роду *Nolina* – невеликі дерева до 8 м заввишки, зі стовбуром, розширеним при основі, який може досягати 1 м у діаметрі й майже 2 м заввишки. Численні листки зібрані у верхівкову розетку, переважно вузьколінійні, з добре розвинутою кутикулою, цілокраї.

Квітки – 0,2–0,4 см у діаметрі, по 2–3 у пазусі невеликих зубчастих приквіток, зібрані здебільшого в майже сидячі волоти або редувану китицю. Плоди – тригнізда коробочка.

У Ботанічному саду ім. акад. О. В. Фоміна рід представлено одним видом – *Nolina recurvata*.

Підсумки розділу

У розділі описано 17 родин, найбільш розповсюджених у колекціях ботанічних садів або популярних у культурі. Це великі родини, представлені переважно сукулентами: Aizoaceae, Sactaceae, Crassulaceae, Agavaceae; родини Euphorbiaceae, Asphodelaceae, які налічують кілька великих родів із сукулентами; окремі сукулентні рослини з родин Didiereaceae, Hyacinthaceae, Amaryllidaceae, унікальні за морфологічними ознаками. Ми також

описали кілька родин, у межах яких зустрічаються рослини з більше або менше розвиненими каудексами.

Зазначимо, що до порядку Caryophyllales належить найбільша кількість видів сукулентів, у першу чергу – з великої родини Cactaceae, яка налічує від 1800 до 2800 видів рослин. Спорідненою з нею за будовою квітки є родина Aizoaceae (близько 1300 видів), але її рослини, на відміну від представників родини Cactaceae, є листковими сукулентами, а представників вузько ендемічної родини Didiegeaceae вважають близькими за морфологічними ознаками також до рослин родини Cactaceae.

Родини Crassulaceae та Euphorbiaceae – єдині у своїх порядках, що представлені сукулентами. У родині Crassulaceae їх близько 1500 видів, а в родині Euphorbiaceae – від 800 до 1000 видів із родів *Euphorbia*, *Monadenium*, *Jatropha*.

У родині Hyacinthaceae дуже обмежена кількість сукулентів. Пристосування цих рослин до виживання в аридних умовах (виткий квітконіс) не зустрічається серед інших квіткових рослин. Щодо сукулентів родини Amaryllidaceae, то деякі вчені вважають, що структура цибулини *Haemanthus albiflos* є демонстрацією першого етапу формування підземної цибулини однодольних рослин.

Каудекси рослин помірної зони відносно невеликі за розмірами, і в них досить важко помітити межу між коренем і стеблом. Каудекси сукулентів дуже різноманітні за формою й розмірами (до 1, іноді – 2 м у діаметрі). Переважно такі рослини належать до родин із класу Magnoliopsida (близько 60 видів) і дуже обмежена кількість – до класу Liliopsida (5–7 видів).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Скільки родин із порядку Caryophyllales представлені лише сукулентами?
2. Скільки підродин у родині Cactaceae і в чому полягають основні відмінності між ними?
3. Який ареал має родина Crassulaceae?

4. За якими морфологічними ознаками можна відрізнити рослини родини *Cactaceae* від сукулентних представників *Euphorbiaceae*?

5. Що таке монокарпічність і як вона виявляється в рослин родини *Agavaceae*?

6. Які життєві форми притаманні рослинам родини *Asphodelaceae*?

7. Які морфологічні особливості вирізняють рослини роду *Bowiea*?

8. Яким сукулентним рослинам притаманний каудекс?

РОЗДІЛ 3

ВИКОРИСТАННЯ СУКУЛЕНТНИХ РОСЛИН У ПРИРОДІ ТА КУЛЬТУРІ

Сукулентні рослини в місцях природного зростання впродовж багатьох тисячоліть широко використовувались місцевим населенням як їжа, будівельний матеріал, ліки, з них виробляли голки, гребінці, господарські дрібниці, виготовляли тотеми й поклонялися, як богам.

На місці сучасної столиці Мексики ацтеками було побудовано місто Теночтітлан. Існує легенда, що воно було збудовано на священному місці, де жерці побачили орла зі змією в кігтях, який сидів на опунції. Видовище так уразило людей, що цю картину було зафіксовано на гербі могутньої держави ацтеків.

У Південній Африці кожен африканський воїн мав персональну рослину з роду *Gasteria*, листок якої, якщо з'їсти перед битвою, начебто робив його непомітним для ворога.

Сукуленти й зараз використовують як технічні, їстівні, лікарські й декоративні рослини.

Cactaceae

Технічні культури. Стебла високих стовпоподібних кактусів Північної й Південної Америки з віком дерев'яніють. Ця деревина дуже міцна й не гниє. Її волокна утворюють нещільний шар, складений ніби з покручених петель, що нагадують мережива, тому ці кактуси називають ще мереживними деревами. Така будова надає величезним колонам *Cereus* надзвичайної міцності й легкості (рис. 46). Місцеві мешканці використовують таку деревину для будівництва мостів, легких хатин, дахів, роблять балки, грубі меблі, колеса, дверні й віконні рами, жердини, прикраси. З волокон кактусів виробляють грубу тканину айяте



Рис. 46. Рослини роду *Cereus* в оранжереї Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна

і скручують мотузки, а колочки здавна використовують замість шпильок і для нанесення татуювань. Рослини родів *Cereus*, *Opuntia*, *Peireskia* вирощують як живопліт.

Велике значення для аборигенів мали кошенільні кактуси (*Opuntia ficus-indica* var. *splendida*, *O. hernandezii*, *Nopalea cochenillifera*), на стеблах яких розводили тлю — кошеніль (*Dactylopius coccus*). Із сухих комах виготовляли коштовну яскраво-червону фарбу для ритуального фарбування тіла. Після колонізації Американського континенту кошеніль використовували для одержання натурального барвника сукна, шовку, виготовлення художніх фарб.

У колекції Ботанічного саду можна побачити істівні рослини родів *Cereus*, *Nopalea cochenillifera* тощо.

Харчові сукуленти. Найбільш відомі плоди рослин роду *Opuntia*. Індіанці здавна використовували їх як їжу. Результатом відбору рослин за розмірами та смаковими якостями плодів стала поява певної кількості гібридних форм *O. ficus-indica* із плодами, що більше ніж удвічі перевищують розміри плодів (10–15 см завдовжки), характерних для виду. Разом із Колумбом ці гібриди потрапили в Іспанію й Португалію, згодом — в Італію та Грецію. Комерційні плантації гібридів цього виду *Opuntia* зараз є у Бразилії, Аргентині, Чилі, деяких країнах Південної Африки, де вважаються економічно вигідними. Із плодів виготовляють соки, джеми, пастилу й мармелад. Сік *Opuntia* містить до 20 % сухої речовини і 12–15 % цукру.

Плоди великої кількості представників родини *Cactaceae*: *Carnegiea gigantea*, видів родів *Echinocactus*, *Escontria*, *Hylo-*

cereus, *Lemairocereus*, *Myrtillocactus*, *Peireskia aculeata*, *Peniocereus*, *Selenicereus*, *Stenocereus* використовують як їжу. Найсмачнішими вважають плоди *Echinocereus*, які споживають сирими, вареними, сушеними. Із плодів *Pilosocereus piauhyensis* виготовляють мармелад і цукерки. Плоди *Myrtillocactus* за смаком нагадують лохину, а *Opuntia leucotricha* – персик. З молодих членистих пагонів *Opuntia* роблять салати. Мексиканці люблять і цінують кактуси. Недарма мешканці штату Оахака називають *Myrtillocactus grandiareolatus* "padre nuestro" – "батько наш". У кондитерській промисловості соковиті стебла *Ferocactus wislizenii* та *Melocactus oaxacensis* (цукеркове дерево) застосовують для виробництва цукатів, мармеладу й цукерок. В Аргентині вживають соковите стебло й корінь "ачакани" – *Neowerdermannia vorwerkii* – у вареному й печеному вигляді, що нагадує за смаком картоплю.

У колекції Ботанічного саду можна побачити їстівні рослини: *Ferocactus wislizenii*, *Hylocereus*, *Myrtillocactus*, *Neowerdermannia vorwerkii*, *Opuntia leucotricha*, *Peireskia aculeata* тощо.

Лікарські рослини. Серед представників родини Сactaceae найвідомішими містичними й лікарськими рослинами є *Lophophora williamsii* та *Trichocereus pachanoi*. *Lophophora* відома переважно в індіанців Мексики не менш як 7000 років, а *Trichocereus* – в індіанців племен наска та близьких до них груп у Північній Америці (рис. 47). Сік цих рослин має не менше 50 алкалоїдів, один із яких – мескалін – використовувався в релігійних обрядах як галюциногенний засіб. Також сік або порошок із цих рослин застосовували при укусах змій і скорпіонів, запаленні легенів і туберкульозі, для припинення кровотечі. Значну кількість алкалоїдів мають також деякі інші представники родини – *Ariocarpus fissuratus*, *Epithelantha micromeris*, деякі *Trichocereus*. Алкалоїди цих как-

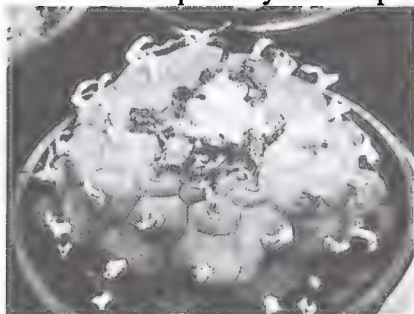


Рис. 47. *Lophophora williamsii* з колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна

тусів застосовують із терапевтичною метою при лікуванні хвороб нирок, печінки, крові, деяких психічних захворювань. Сік двадцяти видів кактусів, що належать до різних родів, вивчали як джерело антибіотиків. З'ясували, що кожний кактус пригнічував розвиток кількох із двадцяти досліджуваних мікроорганізмів.

Сік стебла *Lophophora* пригнічує розвиток сімнадцяти мікроорганізмів із досліджуваних двадцяти. Друге місце за силою дії належить соку стебла *Pelecyphora aselliformis*.

Рослини роду *Opuntia* посідають другу сходинку з використання їх у медицині (14 видів роду). Корені, стебла, плоди та квітки, свіжі й сушені, у вигляді порошків, настоек, відварів застосовують при діабеті, опіках, очних і вушних захворюваннях, набряках і гнійних ранах, укусах змій, циститах, колітах, астмі, вагінітах, ревматизмі, переломах кісток, механічних травмах і навіть раку. Біохімічний склад пагонів *Opuntia* досліджений недостатньо. Зелена маса містить крохмаль, сахарозу, протеїни, вітамін С і більше 80 % води. Дослідження біологічно активних речовин цих рослин досі не проводились.

Пелюстки квіток *Selenicereus grandiflorus* мають антифлампаторні компоненти, їх сік використовують при серцево-судинних захворюваннях, а сік стебел – при ревматизмі. Рослини вирощують для фармацевтичної промисловості як джерело речовини, подібної дигіталісу, для лікування серцевих захворювань.

У колекції Ботанічного саду можна побачити рослини, що застосовують як лікарські: *Lophophora williamsii*, *Selenicereus grandiflorus*, *Trichocereus pachanoi* тощо.

Кормові сукуленти. На корм худобі в Америці використовують плоди і стебла кактусів.

На початку ХХ ст., коли виникла проблема кормової бази тваринництва в аридних зонах, актуальним став пошук рослин із родини Састасеае з невеликою кількістю колючок. Найперспективнішими були представники роду *Opuntia*. Порівняно з іншими кактусами вони ростуть достатньо швидко, легко розмножуються вегетативно, пристосовані для життя в несприятливих умовах, мають значну кількість протеїну. Єдиною негативною проблемою була наявність глохідій і колючок. Цю проблему взявся розв'язати відомий американський селекціонер Л. Бербанк

[78]. Майже 20 років він присвятив виведенню *Opuntia*, яка б не мала ні колючок, ні глохідій. Однак робота не була завершена у зв'язку зі смертю селекціонера.

Ця ідея набула розвитку в Казахстані у 70-х рр. XX ст. Співробітники Інституту ботаніки Алма-Ати разом з аматорами кактусів розпочали таку роботу, але, на жаль, вона теж не була завершена.

Euphorbiaceae

Технічні культури. Стебла високих стовпоподібних молочаїв із Південної й Південно-Східної Африки з віком дерев'яніють. Деревина дуже міцна й легка. Місцеві мешканці використовують її для будівництва легких хатин, дахів, роблять балки, грубі меблі, дверні й віконні рами, жердини.

Лікарські рослини. Сукулентні рослини роду *Euphorbia* містять молочний сік, що при найменшому пошкодженні епідерми витікає назовні й застигає у вигляді камедесмоли – невеличких жовтуватих часточок, які складаються з еуфорбону (до 20 %), яблучнокислих солей К та Са (до 12 %), мінеральних солей, слизу й камеді. Туземці застосовували камедесмолу при наривах, укусах змій, деяких статевих і грибкових захворюваннях. Сік стебел *E. balsamifera* й листків алое використовували древні єгиптяни разом з іншими рослинами у складі суміші для бальзамування.

Отруйний сік *E. cameronii*, *E. tirucalli* та деяких інших видів застосовували при полюванні й риболовлі. Він містить речовини, що викликають опіки, запалення слизових оболонок очей, носа, а також порушення функцій шлунково-кишкового тракту.

Стебла *Pedilanthus tithymaloides* містять камедесмоли, їх застосовують при лікуванні венеричних захворювань.

У колекції Ботанічного саду можна побачити лікарські рослини – *Euphordia balsamifera*, *E. tirucalli*, *Pedilanthus tithymaloides* тощо.

Кормові сукуленти. На корм худобі використовують листки деяких молочаїв, стебла *Euphorbia caeurescens* після видавлення молочного соку й шипів.

Харчові сукуленти. У Сибіру (Росія) в їжу додають листки *Sedum, Sempervivum*. Вони багаті на вітамін С і кислуваті на смак.

Лікарські рослини. Рослини роду *Kalanchoe* широко відомі як лікарські. Здавна *K. daigremontiana* використовували в народній медицині різних країн світу. Соком зі свіжих листків рослин цього виду лікували екзему, висипи, нариви, зупиняли ранову кровотечу. У народній медицині Індії застосовували *K. laciniata*, *K. pinnata*, *K. spathulata*. Підсушені листки *K. pinnata* використовували при виразках, опіках, укусах комах, а листки *K. spathulata* – при холері, опіках як в'яжучий та антисептичний засіб для лікування ран, укусів комах, при проносах, дизентерії, каменях у нирках, кашлі.

Сік *K. pinnata* застосовують у медицині у чистому вигляді й виготовляють із нього мазь. Ці препарати мають протизапальну дію, сприяють очищенню ран від некротичних тканин і пришвидшують епітелізацію, їх використовують для лікування трофічних виразок, незагойних ран, опіків, пролежнів, автозних стоматитів, герпетичних кератитів, хронічних гнійних отитів, тонзилітів тощо.

Вивчення лікарських властивостей соку *K. pinnata* розпочав у 1961 р. професор М. М. Бас [8] на кафедрі підвищення кваліфікації лікарів Київського медичного інституту ім. М. М. Богомольця. Перші 600 екземплярів рослин для дослідів було вирощено в Ботанічному саду ім. акад. О. В. Фоміна.



Рис. 48. Лікарська рослина
Kalanchoe pinnata

Протягом кількох років вивчали фізичні, хімічні й біологічні властивості соку *K. pinnata* (рис. 48). Сік – прозора рідина жовтого кольору із запахом, має кислу реакцію (рН 4,5–5,0). Містить полісахариди (до 35–40 %), мінеральні солі, флавоноїди, дубильні речовини, аскорбінову кислоту, мікроелементи (Al, Mg, Mn, Cu, Fe, Si), органічні кислоти – яб-

лучну, щавлеву, оцтову, лимонну та ізолимонну, а також ферменти. Препарати із соку *K. pinnata* пройшли випробування в експериментах на тваринах, а потім – у клініках Києва, Москви, Санкт-Петербурга. Було встановлено, що вони не шкідливі для зовнішнього застосування.

Із соку листків *K. blossfeldiana*, *K. rhombopilosa*, *K. crenata* та деяких інших видів виділено біологічно активні речовини – лектини, що мають високу гемаглютинуючу, бласттрансформуючу й мітогенну активність. Було досліджено 60 видів *Kalanchoe* із колекції Ботанічного саду на гемаглютинуючу активність соку листків. У результаті аналізу виділено групу видів із високою гемаглютинуючою активністю. Найвищу має сік листків *K. rhombopilosa* (титр – 2^{11}).

Отримано перспективні дані про можливість використання лектинів із соку *K. daigremontiana* для антигенної диференціації організму людини і тварин.

Установлено антивірусну активність соку листків деяких видів *Kalanchoe*, що підтверджено порівняльним аналізом 56 видів цього роду з колекції Ботанічного саду. Антивірусну дію соку визначали відносно вірусу поліомієліту II типу, Коксакі-В-1, Коксакі-В-6, грипу, везикулярного стоматиту, бактеріофага Т-2. За електронно-мікроскопічними дослідженнями сік деяких видів роду *Kalanchoe* викликає агрегацію вірусних частинок, що супроводжується втратою інфекційності. Найвищу антивірусну активність має сік *K. crenata*, *K. beharensis*, *K. blossfeldiana*, *K. pinnata*, *K. velutina*. Протягом року для кожного виду каланхое характерні два піки антивірусної активності. Максимум збігається з періодом інтенсивного росту й фазою бутонізації. У процесі досліджень виникло припущення, що антивірусна активність обумовлена наявністю в соку видів роду каланхое біологічно активних речовин – лектинів. Установлено, що антивірусна активність водного, спиртового, ефірного екстрактів і клітинного соку досліджуваних рослин практично однакова. Проведені дослідження свідчать про можливість використання соку деяких видів рослин роду *Kalanchoe* для приготування інактивованої поліомієлітної вакцини, інактивації ентеровірусів у невеликих об'ємах води, лікування герпетичних захворювань очей.

Є дані про фітонцидну активність *K. blossfeldiana*. Леткі виділення даного виду мають бактерицидну й фунгіцидну дію. За літературними джерелами найбільша фунгіцидна активність притаманна *K. daigremontiana*, *K. fedtschenkoi*, *K. gastonis-bonnieri*.

З рослин роду *Rhodiola* як лікарська найширше використовуються *R. rosea*, або золотий корінь, кореневище якої цінували вже стародавні греки. Кореневища містять біологічно активні речовини: фенолоспирти та їх глікозиди, флавоноїди, дубильні речовини (до 20 %), ефірне масло (0,8–0,9 %), органічні кислоти, цукри, ліпіди. Лікарський препарат (рідкий екстракт на 40 %-му спирті) використовують як стимулюючий і адаптогенний засіб.

Екстракт *Rhodiola pinnatifida* є загальнозміцнювальним, тонізуючим засобом при перевтомі, а *R. coccinea* – ранозагоювальним і протизапальним.

Рослини роду *Sedum* помірних широт містять алкалоїди, сапоніни, флавоноїди, кумарини, антрахінони, дубильні речовини. Сік *S. album* містить білки, пептиди, флавоїди, органічні кислоти, вуглеводи, його використовують для лікування атеросклерозу. Зелену масу *S. acre* застосовують як послаблюючий, протималярійний, протицинготний, болезаспокійливий, регулюючий артеріальний тиск, сечогінний засіб; стебла й листки *S. aizoon* – для лікування нервових захворювань, жовтухи; листки *S. caucasicum* – при серцебитті, опіках, для загоювання ран, як кровоспинний засіб і при лікуванні безпліддя.

Соком рослин *Sempervivum tectorum* виводять мозолі, обробляють рани, лікують укуси бджіл, пропасницю, дизентерію, нервові захворювання, мастит і навіть глухоту.

Рослини *Orostachys spinosus* та *O. oppositifolius* використовують для загоювання ран, лікування шлунково-кишкового тракту, ниркових і бешихових захворювань, опіків, укусів бджіл, як протизапальний засіб.

В оранжереї Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна є такі лікарські рослини: *Kalanchoe blossfeldiana*, *K. daigremontiana*, *K. fedtschenkoi*, *K. gastonis-bonnieri*, *K. pinnata*, *K. rhombipilosa*, *K. crenata* тощо.

Agavaceae

Технічні культури. Найвідомішими технічними культурами серед сукулентів є рослини з родів *Agave* та *Furcraea*. Агавові мають велике практичне значення як волокнисті рослини. Волокна їх листків здавна використовують для виробництва грубих тканин, канатів, мотузок і навіть паперу. Вони дуже міцні, мало піддаються гниттю, особливо в морській воді.

Agave sisalana здобула світову популярність за міцне волокно, яке називають "сизаль" або "пита". Його застосовують у виробництві мотузок, канатів, рибальських сіток, ласо (рис. 49).

A. cantala – важлива промислова культура. Її білі, тонкі волокна – матей – є сировиною для виробництва мотузок, канатів, гамаків і сіток. *A. fourcroydes* дає біле волокно хенекен (енекен), або юкатанську сизаль, з якого виробляють папір, мотузки, тарні тканини. З *A. falcata* отримують волокно еспадин, а з *A. rigida* – кенжут.

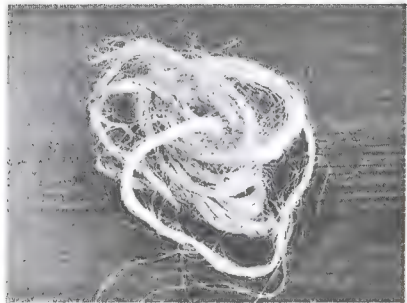


Рис. 49. Волокно *Agave sisalana*

З роду *Furcraea* широко використовують *F. foetida* – маврикієві коноплі (культивується на о. Маврикій) та *F. hexapetala* – кубинські коноплі (культивується на о. Куба).

Листки деяких видів рослин із родів *Agave* та *Manfreda* містять багато сапогенінів, що застосовують для миловаріння. Нині плантації *Agave* та *Furcraea* поширені майже в усіх тропічних і субтропічних аридних зонах Землі. Такі країни як Мозамбік, Кенія, Бразилія, Індонезія вирощують різні види цих рослин для експорту. На плантаціях висаджують 5–6 тис. рослин на 1 га і через 2–4 роки починають зрізувати нижні листки, кількість яких з однієї рослини становить 25–35 шт. Найбільше цінуються види рослин із довжиною волокна від 70 до 150 см, а також із найменшою кількістю колючок.

В оранжереї Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна є технічні рослини – *Agave sisalana*, *A. fourcroydes* тощо.

Харчові рослини. Агави переважно монокарпічні рослини, які під час цвітіння витрачають поживні речовини, накопичені за все життя. Квітконіс росте дуже швидко, але якщо його зрізати, то впродовж трьох місяців можна отримувати по 4–7 л соку щоденно. Його використовують у свіжому вигляді, а також виробляють із нього алкогольні напої – пульке (4–8 % спирту) і мескаль (20 % спирту).

Відому в Україні текілу виготовляють у Мексиці із соку квітконоса, листків і коренів *A. tequilana*, імпорт якої з країни категорично заборонено. У складі соку виявлено поліфруктозани, велику кількість моносахарів і органічних кислот.

В оранжереї Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна є технічні рослини – *Agave sisalana*, *A. fourcroydes* тощо.

Лікарські рослини. Рослини роду *Agave* і на батьківщині, і у країнах, де вони натуралізовані (напр., Індії), використовують не тільки як технічні й харчові, а також як лікарські. Сік листків містить стероїдні сапоніни, одним із яких є гексогенін. Ці біологічно активні речовини застосовують для синтезу гормональних препаратів. Лікарськими рослинами є *Agave americana*, *A. angustifolia*, *A. cantala*. Листки *A. americana* допомагають при ревматизмі, корені є сечогінним, а також антисифілітичним засобом. У народній медицині Центральної Америки листки *A. cantala* вважають ліками від раку.

В оранжереї Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна є такі лікарські рослини: *Agave americana*, *A. americana* var. *marginata*, *A. angustifolia* тощо.

Asphodelaceae

Харчові сукуленти. В їжу використовують бутони та квітки деяких видів *Aloe* та *Gasteria*.

Лікарські рослини. Рослини роду *Aloe* зображені на стінах єгипетських гробниць. У стародавньому єгипетському манускрипті записано 12 рецептів із додаванням соку листків *Aloe*. Відомий грецький філософ Діоскорид рекомендував використовувати сік листків *Aloe* для лікування. Воїни Олександра Македонського брали із собою у тривалі походи цілі рослини разом

із корінням. Після греків рецепти Діоскорида перейняли жителі Рима. Римляни розповсюдили *Aloe* всією Європою. У VII–VIII ст. *Aloe* потрапило до Китаю, трохи згодом – до арабів. У XVI ст. іспанські конкістадори завезли його до Центральної та Південної Америки. У країнах Африки використовують більше 40 видів *Aloe*, а в сучасній фармакопеї багатьох країн світу – близько 10: *A. ferox*, *A. soccotrina*, *A. africana*, *A. vera* (*A. barbadensis*), *A. arborescens*, *A. x delaetii*, *A. saponaria* тощо.

Причиною натуралізації певних видів *Aloe* в багатьох тропічних і субтропічних країнах – Індії, країнах Середземномор'я, Карибського басейну, США – є їх широке застосування в медицині й косметичі. У давні часи *Aloe* використовували у вигляді сабуру – згущеного й висушеного соку листків із темно-коричневим кольором і дуже гірким смаком. Сабур застосовували як послаблюючий засіб, жовчогінне, для поліпшення апетиту й загоєння гнійних ран.

У сучасній медицині використовують свіжий або консервований сік *Aloe*, а також біостимульований за методикою В. Філатова [32] сік *A. arborescens* (листки витримують певний час за низьких температур). Стимульований сік є протизапальним при внутрішніх і зовнішніх інфекціях, додатковим лікувальним засобом при анеміях, туберкульозі, диспепсії, стоматитах тощо. Сучасна медицина використовує *Aloe* також при псоріазі, радіаційному ураженні шкіри, СНІД.

Сік листків різних видів *Aloe* містить речовини, що накопичуються в алоїнових клітинах і належать до класу антраценових глікозидів – емодин, алое-емодін, хризофанол, реїн тощо. Ці глікозиди – основна складова сабуру. Крім цього, до складу клітинного соку входять моно- і дисахариди – глюкоза, фруктоза, галактоза, сахароза, а також водорозчинні вітаміни – B₁, B₂, C, PP, значна кількість органічних кислот – лимонна, ізолімонна, яблучна, саліцилова, корична й жирні кислоти. Вивчення амінокислотного складу соку листків *A. arborescens* показало наявність усіх амінокислот, крім метіоніну у зв'язаному стані, а у вільному – відсутність цистину, цистеїну, гліцину й тирозину. Виявлено значну кількість флавоноїдів у соку листків *A. ferox*, *A. marlothii*, кумаринів – у соку листків *A. arborescens*, сапонинів – в *A. saponaria*, з неорганічних елементів – значну кількість Ca, K, Cl, P.

Із соку листків *A. arborescens* виділено біологічно активні речовини – два види лектинів. Дослідження гемаглютинуючої активності соку листків *Aloe* з колекції Ботанічного саду показало високу ГА (2^5 – 2^7) *A. arborescens*, *A. cryptopoda*, *A. macrocarpa*, *A. pruinosa*, *A. reitzii*. За даними досліджень динаміки накопичення лектинів у проростках *A. grandidentata* 2–3-денні сходи містять значну кількість лектинів (2^8 – 2^{10}) у гіпокотилі, а сіянці у стадії двох – трьох листків – у корінці (2^6 – 2^7).



Рис. 50. *Aloe arborescens*
із колекції Ботанічного саду

Починаючи із 50-х рр. XX ст. проведено багато досліджень дії соку листків *Aloe* на організм людини, розроблено препарати з нього. У велику кількість косметичних засобів із лікувальною метою також додають сік алое. У колишньому СРСР було розроблено кілька препаратів зі стимульованого соку *A. arborescens*. У зв'язку із цим багато уваги приділяли проблемі раціонального вирощування видів *A. arborescens* та *A. x delaetii* в умовах захищеного й відкритого ґрунтів Грузії, Азербайджану й Туркменії. З одного гектара плантації одержували 17–20 л соку (рис. 50).

В оранжереї Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна є такі лікарські рослини: *Aloe arborescens*, *A. saponaria*, *A. marlothii*, *A. x delaetii*.

Драцаєнацеві

Технічні культури. Рослини роду *Sansevieria* менш відомі як технічні культури. Листки *S. cylindrica*, *S. longiflora*, *S. trifasciata* мають м'яке, коротке, гарне волокно, з якого на Азійському континенті плетуть мотузки, виробляють сувеніри (сумки, капелюхи тощо).

У колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна є *Sansevieria cylindrica*, а також *S. trifasciata*, її різновиди й сорти.

Харчові сукуленти. Корені *Sansevieria trifasciata* використовують як харчову приправу.

Лікарські рослини. Як лікарські рослини *Sansevieria* недостатньо вивчені. Препарати із *S. trifasciata* мають тонізуючу, стимулюючу дію, а також є засобами від виразки, пропасниці, хвороб очей.

Dioscoreaceae

Харчові сукуленти. Багату крохмалем запасливу тканину *Testudinaria elephantipes* готтентоти використовували для виготовлення хліба (готтентотський хліб).

Цю рослину можна побачити в колекції Ботанічного саду.

Лікарські рослини. У стеблі *Testudinaria elephantipes* накопичується токсична речовина – алкалоїд діоскорин, що є захисним пристосуванням від поїдання тваринами. Діоскорин застосовують для виробництва гормонального препарату кортизону.

Burseraceae

Лікарські рослини. Камедесмоли містять рослини роду *Commiphora*. На їх стеблах роблять надрізи, з яких витікає смола й застигає у вигляді невеличких зернин. Під назвою "мірра", що складається із 50–60 % камеді, 25–40 – смоли і 2–10 % ефірного масла, речовина застосовується при хворобах дихальних шляхів, шлунку та як антисептик.

У колекції Ботанічного саду можна побачити *Commiphora opobalsamum*.

Hyacinthaceae

Лікарські рослини. Цибулини *Bowiea volubilis* містять такі біологічно активні речовини, як буфадієноліди, сапоніни та інші речовини, що мають кардіотонічну дію.

У колекції Ботанічного саду можна побачити цю лікарську рослину.

Аросупасеае

Лікарські рослини. З пелюсток квіток рослин роду *Adenium* виділено активну речовину у вигляді жовтого аморфного порошку, а зі стебла – два глікозиди – гонгелозиди В і С, що мають кардіотонічну дію.

У колекції Ботанічного саду можна побачити *Adenium obesum*.

Portulacaceae

Кормові сукуленти. На корм худобі використовують листки і стебла *Portulacaria afra* в Африці.

Сукуленти у фітодизайні

Як на батьківщині, так і в Україні сукуленти вважають декоративними рослинами. Вони придатні для озеленення житлових і службових приміщень, створення колекцій.

Сукулентні рослини різноманітні за життєвими формами, розмірами й забарвленням листків і мають оригінальний габітус, завдяки чому широко використовуються у фітодизайні. Проте одним із лімітуючих факторів вирощування їх у приміщеннях є світло. Невисокий рівень освітленості призводить до швидкої загибелі рослин. Інший фактор, що стримує розповсюдження сукулентів, – наявність значної кількості видів із колючками. Однак, незважаючи на це, сукуленти – завжди бажані рослини в закритих приміщеннях, зимових садах і навіть сезонно – у садах і парках, приватних колекціях, бонсай-композиціях.

Колекціонування. Маленькі розміри багатьох сукулентів дозволяють зібрати велику їх кількість і створити колекцію на відносно невеликій площі. Здебільшого це види рослин із родин Cactaceae, Aizoaceae, Crassulaceae.

Бонсай – спосіб культивування рослин. Завдяки вигинанню, підрізуванню та іншим спеціальним прийомам створюється мініатюрна форма дорослої рослини. Частіше для цього використовують види, що мають каудекс (*Pachypodium*, *Talinum*), а також *Crassula portulacea*, *Euphorbia milii* var. *splendens*, *Portulacaria afra*.

Композиції. Їх оригінальність обумовлена співвідношенням рослин різної морфологічної будови між собою, а також із формою, кольором і об'ємом ємності.

Композиції створюють у великих контейнерах і маленьких площках. Розрізняють симетричні композиції, коли більш-менш схожі рослини розміщені на однаковій відстані одна від одної й від геометричного центра, та асиметричні, вільно розташовані в ємності. Асиметричні композиції найбільш поширені й різноманітні, їх можна робити в ємності будь-якої конфігурації, а симетричні – тільки в посуді правильної форми (коло, овал, квадрат, прямокутник). Розрізняють класичний варіант композицій із 3–5 рослин (висока, середня й маленькі) і пейзажну композицію, в якій розміщено до 10 різних рослин (рис. 51). Композиції із сукулентів можна робити також у туфі, вапняку, якщо вони мають форму, близьку до природної.



Рис. 51. Композиції із сукулентних рослин

Композиції складаються з фонові рослини, центра й переднього плану. Фонові рослини найчастіше найвищі й розміщені на задньому плані. Центральна рослина не обов'язково міститься у центрі, але вона найгарніша, найяскравіша, одразу впадає в око. На передньому плані розташовують найнижчі або ампельні рослини, бажано іншого кольору або іншого відтінку зеленого, щоб підкреслити центральну рослину композиції. Поверхню ґрунту можна засипати дрібними камінцями або крупнозернистим піском – на світлому тлі рослини мають кращий вигляд. Доцільно покласти кілька камінців природної форми.

Важливо знати особливості кожної рослини: як вона поводитиметься поряд з іншими, як зміниться через рік, місяць тощо. Працівники Ботанічного саду протягом багатьох років добирають рослини для сукулентних композицій, розробляють композиційні рішення.

Навчальні експозиції. Основне завдання навчальних експозицій – показати види рослин, характерні для того чи іншого району певного континенту, рослинного угруповання тощо. Декоративність рослин також беруть до уваги. У Ботанічному саду створено чотири експозиції сукулентних рослин: дві – Американського континенту; одна – Африканського й одна – кактуси тропічного лісу.

Сукулентні рослини Американського континенту. На сьогодні в експозиції представлено 95 екземплярів рослин, що належать до 49 видів, 12 родів, 4 родин (Agavaceae, Cactaceae, Commelinaceae, Nolinaceae). Більшість рослин висаджено у ґрунт, кілька екземплярів із родів *Agave*, *Dasyliirion*, *Nolina*, *Opuntia* утримуються в ємностях. Домінантами у цій експозиції є *Cereus peruvianus*, *Peireskia aculeata*, *Rhodocactus grandifolius*, що досить швидко ростуть і утворюють верхній ярус. Середній ярус утворюють *Agave attenuata*, *A. albicans*, *Dasyliirion glaucophyllum*, *Furcraea selloa*, *Nolina recurvata*, *Opuntia leucotricha*, *O. vulgaris*. Нижній ярус представлено невеликими за розмірами видами *Agave* (*A. filifera*, *A. ictali*), сланкими видами *Opuntia* (*O. inamoena* тощо) і ґрунтопокривними рослинами з роду *Callisia* (Commelinaceae).

Сукулентні рослини Американського континенту. В експозиції представлено 94 екземпляри рослин, що належать до 51 виду, 33 родів і 4 родин (Agavaceae, Cactaceae, Commelinaceae, Crassulaceae) (рис. 52). Більшість рослин висаджено у ґрунт оранжереї. Верхній ярус утворюють *Cereus forbesii*, *C. peruvianus* var. *monstrosus*, середній – представники родів *Agave*, *Astrophytum*, *Ferocactus*, *Mamillaria*, *Opuntia*, нижній – ґрунтопокривні рослини з родин Commelinaceae, Crassulaceae.

Кактуси тропічного лісу. Експозицію сформовано у 1980–1981 рр., розміщено в окремій оранжереї. У ній представлено 66 екземплярів рослин, що належать до 17 видів і 7 родів родини Cactaceae. Верхній ярус утворюють *Peireskia sacharosa*, а також *Selenicereus grandiflorus*, *S. hamatus*, висаджені у ґрунт. Середній ярус представлено рослинами з родів *Epiphyllum*, *Rhipsalis*, які розміщено в ємностях на підставках різної висоти, деякі види

Rhipsalis – у підвісних кашпо. Нижній ярус утворюють рослини з родів *Epiphyllum*, *Zygocactus*, висаджені у ґрунт, а також ґрунтопокривні рослини, характерні для тропічних рідколісь і лісів Південної Америки – *Begonia*, *Peperomia*, *Tradescantia* тощо.



**Рис. 52. Фрагмент експозиції
"Сукулентні рослини Американського континенту"
в оранжереї Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна**

Сукулентні рослини Африканського континенту. В експозиції представлено 236 екземплярів рослин, що належать до 89 видів, 13 родів і 8 родин (*Aizoaceae*, *Asphodelaceae*, *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Crassulaceae*, *Didiereaceae*, *Draceaceae*, *Euphorbiaceae*) (рис. 53).

Верхній ярус утворюють великі деревні рослини з родів *Aloe*, *Euphorbia*, *Senecio*, *Synadenium*, середній – рослини з перелічених вище родів, а також *Crassula*, *Kalanchoe*, *Sansevieria*, ниж-

ній – ґрунтопокривні рослини з родин Aizoaceae, Asclepiadaceae, Crassulaceae. Експозиції сукулентних і ксерофітних рослин у зимових садах можна вважати навчальними.



Рис. 53. Фрагмент експозиції "Сукулентні рослини Африканського континенту" в оранжерії Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна

З моменту появи сукулентів у Європі їх почали використовувати у фітодизайні як солітери (поодинокі, більш-менш великі за розмірами рослини) у вазах або великих ємностях, особливо в Південній Європі. Вони потіснили цитрусові дерева, які висаджували вздовж алеї у парках і садах або біля парадних входів. Переважно це були різні види з роду *Agave* (Agavaceae). Часто різні види цього роду висаджували на клумбах як основу квіткової композиції. Останнім часом як солітери використовують деревоподібні рослини родів *Euphorbia*, *Pachypodium*, деякі *Cereus*.

Кам'янисті гірки, або рокарії – це поєднання рослин із камінням. Перші рокарії з'явилися у стародавніх Китаї, Японії, а у XV–XVI ст. – в Європі, де стали популярним видом квіткового оформлення. Їх облаштовують на присадибних ділянках, у ботанічних садах. Нині серед численних рослин, рекомендованих для використання, важливе місце посідають рослини родин *Sactaceae* (деякі види *Opuntia*), *Crassulaceae* (*Sedum*, *Rhodiola*, *Sempervivum*), *Portulacaceae* (*Lewisia*).

Підсумки розділу

Отже, сукулентні рослини широко використовують у господарчій діяльності в місцях природного зростання. Викликає певні сумніви перспектива їх широкого застосування у харчовій промисловості, особливо в помірному кліматі, хоча в супермаркетах інколи з'являються плоди *Hylocereus* (пітахайя), а також *Opuntia*.

В озелененні садів і парків помірного клімату теж мало ймовірно широке використання рослин із родин *Arosupaseae*, більшості *Asphodelaceae*, *Sactaceae* тощо, хоча нещодавно на клумбах м. Києва можна було побачити *Kalanchoe blossfeldiana* та *Echeveria glauca*.

Не викликає сумніву, що дослідження лікарських властивостей *Sedum acre* та *Sempervivum ruthenicum*, що ростуть в Україні, видів роду *Rhodiola* з Євразійського континенту й сукулентів з Американського та Африканського континентів триватиме. У цілому, на нашу думку, найбільш цікавим і перспективним напрямом практичного використання сукулентів є саме лікарський. Значна кількість таких рослин застосовується в народній медицині різних країн світу. Біохімічні властивості відомі тільки для деяких, наприклад *Aloe arborescens* та *Kalanchoe pinnata*. Дослідження більшості видів або фрагментарне, або зовсім не проводилось, тому обов'язково буде розвиватися.

Сукулентні рослини беззаперечно декоративні. Їх оригінальність дозволяє створювати різноманітні яскраві композиції. Колекціонування сукулентних рослин захопило багатьох людей із різних країн світу.

Звернемо особливу увагу на навчальні композиції. Чи відрізняються вони від звичайного дизайну, де показано рослини лише як декоративні? На нашу думку, відрізняються, адже при формуванні навчальної колекції увагу приділяють таксономічному, географічному, морфологічному аспектам, хоча це й не завжди декоративні рослини. На сьогодні як декоративні використовують багато гібридів або сортів, що в навчальній колекції має бути обмеженим.

Тоді постає інше питання: а чи можуть бути навчальні колекції або композиції декоративними? Так, можуть. Дискутуючи з авторами деяких книжок із використання декоративних рослин, зауважимо, що всі рослини декоративні. Поглиблюючи цю тему, поставимо ще одне запитання: що означає термін "декоративна рослина"? Відповідь дуже проста: декоративна рослина – це гарна рослина. Однак кожна людина має своє уявлення про гарну рослину. Тому під декоративністю розуміють також здатність певної рослини до цвітіння, швидкість її росту, наявність або відсутність листків, кількість гілок, ураження шкідниками тощо в певних умовах, тобто агротехніку певної рослини в певних умовах, що дозволяє їй мати здоровий вигляд.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Які сукулентні рослини мають промислове значення?
2. Які сукулентні рослини використовують у господарській діяльності й чому?
3. Назвіть найвідоміші сукуленти, що використовують у їжу. Які органи рослин частіше використовують у їжу?
4. Назвіть найвідоміші лікарські сукуленти.
5. Які діючі речовини забезпечують лікарські властивості *Aloe* та *Kalanchoe*?
6. Які біологічно активні речовини входять до складу сукулентних рослин?
7. Чи перспективно досліджувати сукуленти як кормові рослини?
8. Чим відрізняються композиції із сукулентів від композицій з інших рослин?

РОЗДІЛ 4

ІСТОРІЯ СТВОРЕННЯ ТА ХАРАКТЕРИСТИКА КОЛЕКЦІЇ СУКУЛЕНТНИХ РОСЛИН БОТАНІЧНОГО САДУ ІМ. АКАД. О. В. ФОМІНА

Ботанічний сад ім. акад. О. В. Фоміна Київського національного університету ім. Тараса Шевченка (раніше – Ботанічний сад Університету Св. Володимира) було засновано у травні 1939 р. Формування колекції тропічних і субтропічних рослин у Ботанічному саду розпочалось ще до його заснування. За архівними документами, перші рослини для майбутньої колекції почали надходити із 1834 р. Основу її склали рослини, отримані з оранжерей ботанічного саду Кременецького ліцею й гомельського маєтку графа Румянцева. У серпні 1834 р. із графського маєтку надійшло 513 рослин 34 видів, які тимчасово розмістили у "Царському саду". Серед них були: *Ficus carica*, *Aucuba japonica*, *Laurus nobilis*, *Myrtus communis*, *Rosmarinus officinalis* та ін.

Із 1841 до 1847 р. із Кременця було перевезено 1235 видів, 4180 екземплярів тропічних і субтропічних рослин. 19 липня 1846 р. розпочалося будівництво оранжерей за проектом архітектора А. Лауфера, яке закінчилося у вересні 1949 р. Оранжереї будували за принципом односкатних споруд, загальною площею близько 1000 кв. м. Саме із цього часу почалося формування експозицій тропічних і субтропічних рослин Ботанічного саду.

Нині в колекції представлені рослини 4359 видів і внутрішньовидових таксонів, що належать до 862 родів, 186 родин, 8 відділів. Найчисленнішими є представники відділу Magnoliophyta, що становлять 94,7 % від загальної кількості видів і внутрішньовидових таксонів. Найчисленніші родини – Asphodelaceae, Bromeliaceae, Agaceae, Orchidaceae, Cypripetaceae, Cactaceae, Crassulaceae.

Згідно з архівними документами колекція сукулентних рослин існує понад 100 років. За даними 1884 р. у ній було 90 видів сукулентів, серед яких – види з родів *Euphorbia*, *Cereus*, *Aloe*,

Opuntia. Поступово колекція збільшувалася. Під час Великої Вітчизняної війни (1941–1945) більшість сукулентних рослин було збережено. За даними 1946 р. колекція нараховувала 284 види з 81 роду і 11 родин.

Збереглися екземпляри *Hatiora salicornioides* 1859 р. надходження, *Agave americana* та *A. americana* var. *marginata* – 1923, *Dasyliirion glaucophyllum* – 1928, *Agave horrida* – 1930, *Euphorbia alcaicornis* – 1932, *Aloe camperi* – 1933, *Gasteria carinata* – 1937, *Cereus peruvianus* – 1938, *Aloe arborescens* – 1942 р. надходження й деякі інші види рослин.

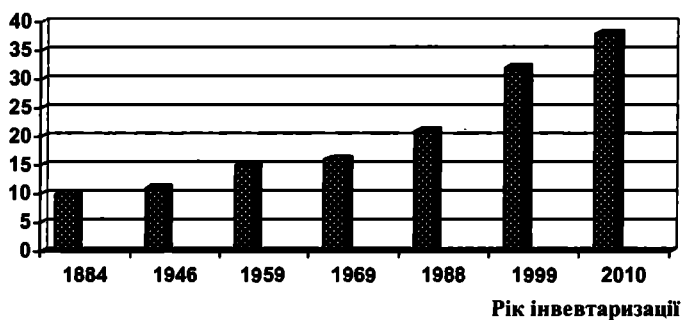
Проте основний розвиток колекції розпочався приблизно 60 років тому (рис. 54). Із 1969 р. колекція значно збільшується. У 1973 р. вона налічувала 1260 видів і внутрішньовидових таксонів, у 1978–1855, у 1988–2434. Цьому дуже сприяла розбудова комплексу оранжерей, розпочата у 1971 р.

Значний внесок у формування колекції зробили М. Ткачук, яка працювала із сукулентами у 50-х рр. XX ст., і Д. Широбоква, що віддала цьому понад 40 років життя (1962–2005) [89].

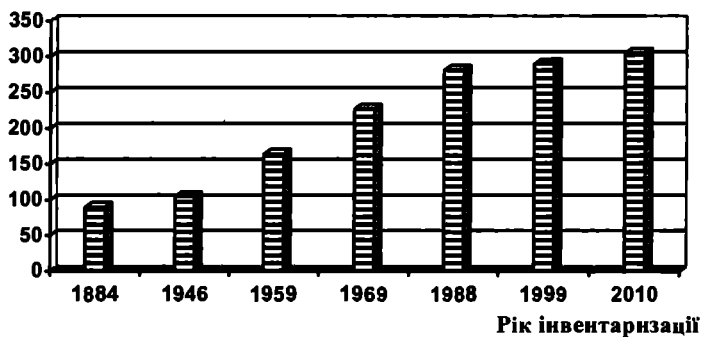
Нині колекція сукулентних рослин нараховує понад 2600 видів і внутрішньовидових таксонів із 305 родів і 38 родин, що становить майже 55 % усіх родів і понад 65 % усіх родин, у складі яких є сукуленти. Клас Magnoliopsida представлено рослинами 28 родин, клас Liliopsida – 8 родин. Найбільшою кількістю видів представлено родини Cactaceae, Crassulaceae, Aizoaceae, Asphodelaceae. Колекцію розміщено у шести оранжереях загальною площею майже 650 кв. м.

Колекція також містить рідкісні для більшості ботанічних садів України сукулентні рослини із родин Arocynaceae, Araliaceae, Burseraceae, Didiereaceae, Fouquieriaceae, Moraceae.

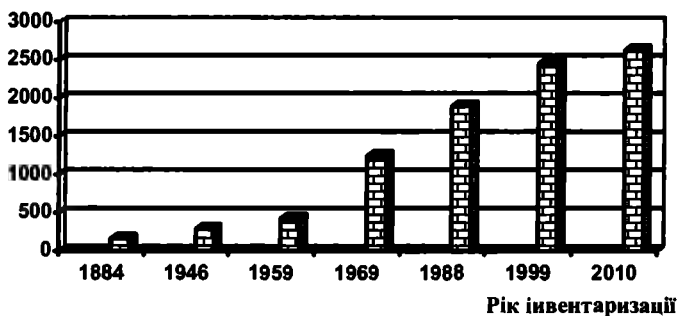
Рослини розміщено на стелажах за систематичним принципом (за родинами й родами), а також у ґрунтових експозиціях – за географічним. Усього створено п'ять експозицій: дві – сукулентні рослини Американського континенту; дві – Африканського та одна – кактуси тропічного лісу. Більшість рослин добре розвинені, близько 80 % видів вступили до репродуктивного періоду. Першу із ґрунтових експозицій було сформовано у 1971 р., останню – у 2007 р. Експозиції постійно змінюються й доповнюються новими видами.



а



б



в

Рис. 54. Динаміка колекційних фондів сукулентних рослин:
а – кількість родин; б – кількість родів; в – кількість видів

Колекцію створено переважно за рахунок насіннєвого й вегетативного розмноження. Насіння надходило з ботанічних садів Німеччини, Польщі, Франції, Швейцарії, Бельгії. Живці – з ботанічних садів України, Росії, Білорусі, Молдови, а також від аматорів.

У колекції представлено рідкісні та зникаючі в місцях природного зростання види, більшість із яких увійшли до Конвенції про міжнародну торгівлю видами дикої фауни і флори, що перебувають під загрозою зникнення. Це майже всі види з родин *Sactaceae*, *Didiegeaceae*, усі сукулентні види роду *Euphorbia*, сукулентні види з родів *Pachypodium*, *Adenium* (Аросупасеае). Із занесених до Червоного списку Міжнародного союзу охорони природи та природних ресурсів у колекції сукулентів Ботанічного саду представлено 75 видів із 28 родів і 7 родин. Найбільша кількість – 61 вид – належать до родини *Sactaceae*. Переважна більшість рідкісних видів, представлених у колекції (39), підпадають під категорію LC (таксони мінімального ризику), 4 види – під категорію NT (таксони, що перебувають у стані, близькому до загрозливого). У табл. 5 наведено список видів, що належать до категорій: CR (таксони, що перебувають на межі повного зникнення), EN (під загрозою зникнення), VU (уразливі).

Усі ці рослини в місцях природного зростання мають переважно обмежений ареал, деякі види представлені дуже малими популяціями, іноді – до 10 екземплярів, і кількість їх постійно зменшується. До Червоного списку країн Південної Африки увійшли також багато видів сукулентних рослин. З них у колекції Ботанічного саду представлено 66 видів із 26 родів, 13 родин. Переважна більшість рідкісних видів (23) підпадають під категорію VU, 20 видів – категорію LC, 15 – категорію DD, 9 – категорію EN і лише один вид (*Lithops wernerii*) – під категорію CR. Найбільша кількість видів належать до родин: *Asphodelaceae* (18), *Aizoaceae* (12), *Asclepiadaceae* (12), *Crassulaceae* (9 видів).

Останнім часом значна увага приділяється саме цій групі у зв'язку з таким напрямом наукової роботи як збереження рослинного різноманіття.

У колекції представлено рослини, різні за життєвими формами, ендемічні, економічно важливі. В Україні існує тенденція до спеціалізації ботанічних садів і поглибленого вивчення тропічних і субтропічних рослин. Наприклад, у Ботанічному саду ім. акад.

О. В. Фоміна досліджуються сукулентні рослини на основі найчисленнішої за видовим складом колекції. Забезпечено навчальний процес студентам біологічних спеціальностей, які знайомляться з багатством рослинного світу відповідно до навчальних програм, поширення ботанічних знань серед широкого загалу відвідувачів.

Таблиця 5

**Сукулентні рослини з колекції Ботанічного саду
ім. акад. О. В. Фоміна, занесені до Червоного списку МСОП**

Категорії		
CR	EN	VU
A I Z O A C E A E		
	<i>Lithops franciscii</i>	<i>Frithia pulchra</i>
	<i>L. fulviceps</i>	
A L O A C E A E		
	<i>Aloe dorotheae</i>	<i>Aloe squarrosa</i>
	<i>A. melanacantha</i> <i>var. erinacea</i>	
C A C T A C E A E		
<i>Echinocactus grusonii</i>	<i>Coryphantha</i> <i>maiz-tablasensis</i>	<i>Ariocarpus agavoides</i>
<i>Melocactus conoideus</i>	<i>C. pycnacantha</i>	<i>Astrophytum asterias</i>
	<i>Espostoopsis</i> <i>dybowski</i>	<i>Cumarinia odorata</i>
	<i>Mamillaria albicoma</i>	<i>Lophophora diffusa</i>
	<i>M. duwei</i>	<i>Mamillaria gasseriana</i>
	<i>M. zeimanniana</i>	<i>M. microhelix</i>
	<i>Melocactus azureus</i>	<i>M. rettigiana</i>
		<i>Obregonia denegrii</i>
		<i>Rhipsalis cereoides</i>
		<i>Rh. crispata</i>
		<i>Thelocactus hastifer</i>
		<i>Turbinicarpus</i> <i>horripilus</i>
		<i>T. lophophoroides</i>
E U P H O R B I A C E A E		
<i>Euphorbia alciornis</i>	<i>Euphorbia decaryi</i>	<i>Euphorbia leuconeura</i>
V I T A C E A E		
	<i>Cyphostemma juttae</i>	

**Характеристика видів сукулентних рослин,
представлених у колекції Ботанічного саду
ім. акад. О. В. Фоміна**

Порядок CARYOPHYLLALES

Cactaceae

Astrophytum myriostigma

Поодинокі, кулясті до видовжених рослини 15–17 см у діаметрі, густо вкриті біло-сірими шерстистими крапками, що складаються зі скупчених маленьких волосків. Ребра (3–5) великі, з гострими краями. Ареоли без колючок.

Квітки блискучо-жовті, 4 см завдовжки, до 6 см у діаметрі, квіткова трубка опушена. Цвіте у травні – червні.

Декоративні рослини. Представники цього роду дуже різноманітні за формою, забарвленням, кількістю колючок. Значна кількість видів є поодинокими рослинами. Квітки широко відкриті, до 6 см завдовжки та 4–8 см у діаметрі, різних відтінків жовтого кольору.

Cephalocereus senilis

Слабкорозгалужене дерево до 15 м заввишки, у культурі рідко перевищує 2 м. Пагони циліндричні, із численними ребрами. Ребра прямі, низькі, з густо розташованими ареолами, в яких містяться прямі, гострі, білі або жовтуваті колючки й безліч довгих, хвилястих, досить м'яких волосків, що майже повністю закривають стебло й колючки.

У літніх рослин на верхній частині стебла утворюється цефалій, з якого з'являються жовтувато-білі нічні квітки до 9,5 см завдовжки, 7,5 см у діаметрі. Квіткова трубка з густими волосками. Плоди червоні, волосисті.

Декоративна рослина. Монотипний рід, що отримав назву "голова старця". Хвилясті волоски на молодій частині пагона білого кольору, із часом вони жовтіють або сіріють, що становить враження сиво-білої голови.

Cereus peruvianus var. monstrosus

Дерево до 5 м заввишки, на відміну від звичайного *C. peruvianus*, висота якого може сягати 10–15 м заввишки. Стебла вертикальні, розгалужені знизу, сіро-зелені. На відміну від циліндричних чотириреберних стебел типового цереуса, рослини мають хаотично розташовані точки росту, що становить враження нагромадження великої кількості недорозвинених пагонів зі звивистими, чудернацькими ребрами й пучками тонких колючок. Молоді частини стебла забарвлені в голубувато-зелений колір. Колючки червонувато-коричневі, голкоподібні.

Цвітіння у фасційованих рослин спостерігається дуже рідко. Декоративні рослини.

Cleistocactus strausii

Слабкорозгалужений куш з ортотропно направленими пагонами. Стебла циліндричні, прямостоячі, до 1 м заввишки, 4–8 см у діаметрі, при основі – з бічними пагонами. Ребра (до 25) прямі, невисокі. Ареоли білі, густо розміщені. Радіальні колючки (30–40) тонкі, щетинкоподібні, досить м'які, сріблясто-білі, до 1,7 см завдовжки.

Квітки трубчасті, червоні, із червоно-коричневими волосками, до 9 см завдовжки. Плоди кулясті, зовні з волосками, червоні. Цвіте у травні – серпні.

Декоративна рослина. Особливістю рослин цього виду є те, що одночасно одна особина може мати тільки три або чотири пагони. Перший (найстаріший) швидко старіє, на другому (середнього віку) утворюються квітки, третій (наймолодший) продовжує рости.

Echinocactus grusonii

Поодинокі, рідко із 3–5 пагонами, кулясті рослини, у природних умовах досягають до 1 м у діаметрі. Стебла із прямими глибокими численними ребрами, на яких в опушених ареолах розміщені прямі міцні жовтуваті колючки від 3 до 7 см завдовжки.

Квітки з'являються в ареолах на верхній, молодій частині стебла, утворюючи коло біля точки росту, жовті, до 8 см у діа-

метрі. Квіткова трубка коротка, з повстистим опушенням і лусочками. Плоди – сухі округлі ягоди, до 5 см завдовжки.

Декоративна рослина, занесена до Червоного списку МСОП.

Ferocactus glaucescens

Поодинокі кулясті рослини близько 30 см у діаметрі. Ребра численні (біля 25), високі, зі світлими, рідко розміщеними ареолами. Радіальні та центральні колючки світлі, тонкі, голкоподібні, 3–5 см завдовжки.

Квітки світло-жовті, до 4 см завдовжки й у діаметрі. Плоди – жовті сухі довгасті ягоди 3–5 см завдовжки. Цвіте у квітні – травні.

Декоративна рослина. Усі представники цього роду ростуть повільно, до генеративного періоду вступають у віці 25 і більше років. Наближення генеративного періоду в більшості видів можна помітити за розміром і формою колючок. Центральна колючка молодой рослини тонка, а з віком стає ширшою і більш плоскою.

Hylocereus triangularis

Ліана, у природі з віком може втратити зв'язок із ґрунтом і стати епіфітною рослиною. Пагони темно-зелені, близько 4 см у діаметрі, тригранні. Ребра злегка звивисті, гострі. На одному з ребер завжди є додаткові (повітряні) корені, здатні не тільки всмоктувати воду, чіплятися за опору, а й за необхідності вкорінюватися у ґрунті. Ареоли із 6–8 маленькими, голкоподібними колючками.

Квітки білі, зовнішні пелюстки – жовтувато-коричневі, до 20 см завдовжки. Плоди – округлі червоні соковиті ягоди до 10 см у діаметрі. Цвіте в липні – вересні.

Їстівна й декоративна рослина. В їжу використовують плоди під назвою "пітайя", або "пітахайя".

Leuchtenbergia principis

Поодинокі рослини 50–70 см заввишки. Стебло циліндричне, з віком дерев'яніє, укрите довгими (до 15 см завдовжки) тригранними, дуже твердими блакитнуватими сосочками, що є роз-

виненими примордіями. В ареолах на верхівках сосочків містяться папероподібні колючки до 10 см завдовжки. З віком краї старих сосочків стають бурими й відмирають.

У молодих ареолах з'являються жовті квітки до 8 см завдовжки. Квіткова трубка з лусочками. Плоди – сухі довгасті ягоди до 4 см завдовжки.

Декоративна рослина. Увійшла до Червоного списку МСОП.

Lophophora williamsii

Кущик до 10 см заввишки. Коренева система стрижньова, корені запасливі (ріпоподібні), контрактильні. Стебло кулясте, злегка приплюснуте, матове, голубувато-зелене, 5–8 см у діаметрі. Ребра (до 10) плоскі, широкі, слабо розділені на невисокі бугорки. З віком деякі види утворюють дернини. Ареоли рідкі, круглі, з пучками білуватих волосків, що на верхівці утворюють густий жовтувато-білий або сіруватий шерстистий покрив. Колючки можна помітити тільки на молодих сіянцях.

Квітки з'являються з точки росту, рожеві, до 1,25 см у діаметрі. Цвіте в березні – серпні.

Лікарська рослина, що в аборигенів Мексики має назву "пейотль". Занесена до Червоного списку МСОП.

Mamillaria bocasana

Невеличкий кущик до 10 см заввишки з кулястими пагонами. З віком деякі види утворюють більш-менш щільні дернини. Пагін густо вкритий витягнутими сосочками, які є розвинутими примордіями. Ареоли в мамілярій ніби поділені навпіл. Одна, що є власне ареолою, розміщена на верхівці сосочка, де містяться численні щетинисті, м'які бічні колючки й жорсткіші, гачкуваті – центральні. Друга частина ареоли – аксила – розміщена в пазусі сосочка, де утворюються квітки й бічні пагони. Аксили слабоопушені.

Квітки білі, блискучі, близько 1 см у діаметрі, розміщені віночками на верхівці стебла. Плоди – яскраво-червоні соковиті ягоди до 4 см завдовжки та 0,2–0,3 см у діаметрі.

Декоративні рослини. Цей рід дуже великий, до його складу входять більше 200 видів рослин, що розрізняються за формою

й розмірами сосочків, кількістю, формою й кольором колючок, розмірами й кольором квіток. Лінійні розміри рослин цього роду також дуже різноманітні – від 1–2 до 10–15 см у діаметрі й від 1 до 30 см заввишки.

Занесені до Червоного списку МСОП.

Melocactus maxonii

Багаторічна поодинокі рослина з кулястим темно-зеленим стеблом до 20 см у діаметрі. Ребра прямі, численні, високі. Колючки міцні, до 7 см завдовжки.

У рослин, що досягли генеративного періоду, на верхівці стебла утворюється цефалій, який складається з густих щетинок і повсті, майже без колючок. Із цефалію з'являються численні рожеві, яскраві, біля 1 см у діаметрі квітки. Плоди – соковиті червоні ягоди до 3 см завдовжки – також виростають із цефалію на стадії повної зрілості.

Декоративні рослини. Орган, що допомагає збереженню бутонів і недозрілих плодів в умовах аридного клімату, при-
таманний тільки рослинам цього роду. Цефалії деяких видів *Melocactus* досягають 1 м заввишки, а окремі особини можуть мати 2–3 цефалії одночасно.

Myrtillocactus geometrizans

Невисоке дерево, до 4 м заввишки, з ортотропно направленими пагонами. Пагони з голубувато-сірим восковим нальотом, що з віком зникає, і стебла стають зеленими. Ребра нечисленні (5–6), низькі, прямі, гострі, 2–4 см завширшки. Ареоли невеликі, розміщені відносно рідко, із сірувато-червоними прямими радіальними колючками (близько 5), до 0,5 см завдовжки. Центральна колючка одна, майже чорна, шилоподібна, міцна, 2–6 см завдовжки.

Квітки з'являються з ареол, наближених до точки росту, зеленувато-білі, біля 2 см завдовжки та 2–3,5 см у діаметрі. Плоди – голубувато-пурпурові соковиті ягоди.

Їстівна рослина, плоди якої зовні нагадують чорницю.

Opuntia ficus-indica

Невисоке дерево, до 5 м заввишки, з ортотропно направленими пагонами й сильно розгалуженою кроною. Бічні пагони – філокладії – членисті, темно-зелені, м'ясисті, до 50 см завдовжки. Ареоли невеликі, із численними жовтими глохидіями, без центральних колючок.

Квітки від жовтих до оранжевих, біля 10 см у діаметрі, з'являються на верхній частині тогорічних пагонів, часто разом із молодими пагонами. Представникам цього роду притаманне явище проліферації.

Їстівна й декоративна рослина.

Parodia sanguiniflora

Кущики, переважно до 15 см, іноді утворюють невеликі групи. Ребра невисокі, з невеликими горбочками. Ареоли повстисті, особливо на верхівці, із численними колючками. Центральні колючки гачкуваті, темно-червоного кольору, бічні – світлі, прямі, тендітніші.

Квітки червоні, до 3 см завдовжки, 6 см у діаметрі, виростають із наймолодших ареол. Квіткова трубка коротка, з волосками й колючками. Плоди – округлі сухі ягоди з колючками. Цвіте у травні – липні.

Декоративні рослини. Представники цього роду дуже різноманітні за зовнішньою морфологією. Значна кількість видів – поодинокі рослини. Кількість і колір колючок також дуже різноманітні. Квітки від 3 до 6 см у діаметрі, жовтого, червоного, оранжевого кольорів.

Peireskia aculeata

Деревна ліана до 10 м заввишки (одна з небагатьох ліан серед представників родини). Молоді пагони двох типів: виткі, з малопомітними ареолами й кількома зігнутими коричнево-зеленими колючками, і невиткі, розгалужені, до 1 м завдовжки. З віком пагони дерев'яніють і викриваються світло-коричневою корою, ареоли стають великими, до 2 см у діаметрі, виступаючими, темними, із численними прямими шилоподіб-

ними коричневими колючками. Листки сезонні, несуккулентні, зелені, овальні із загостреним апексом, до 8 см завдовжки, розміщені під колючками.

Квітки зібрані в рідку китицю, що характерно тільки для представників цієї підродини, від жовтих до жовтуваторожевих, широко відкриті, 3–4 см у діаметрі. Плоди світло-жовті, кулясті, до 2 см у діаметрі. Цвіте у жовтні – листопаді.

Їстівна рослина, плоди якої відомі під назвою "агрус". Занесена до Червоного списку МСОП.

Rebutia senilis

Приплюснuto-кулясті кущики з великою кількістю пагонів. Поверхня стебла вкрита численними низькими, спіралью розташованими сосочками. Колючки тонкі, щетинкоподібні, білого кольору, до 1 см завдовжки.

Квітки широко відкриті, червоні, до 4,5 см завдовжки та 5,5 см у діаметрі, зовні голі. Утворюються вони по колу у старих ареолах у середній або нижній частині стебла. Плоди – маленькі кулясті сухі ягоди до 0,5 см у діаметрі.

Декоративні рослини. Вирізняються тим, що генеративний період настає у віці 2–3 років. Упродовж 5–7 років активно цвітуть і плодоносять, а потім поступово зменшується кількість квіток, менше зав'язується плодів, і дуже повільно рослини вступають у сенільний період, який може тривати 10–15 років. У цілому життєвий цикл цих рослин триває близько 20 років.

Rhipsalis houlletiana

Епіфітні кущики з довгими тонкими стеблами – розгалуженими, звисаючими, листкоподібними, часто – з повітряними коренями. Ареоли маленькі, без колючок, з м'якими щетинками. Листки редуковані до маленьких лусочок. У цілому пагони цих рослин є типовими кладодіями.

Квітки маленькі, білі, до 2 см у діаметрі, з короткою квітковою трубкою, іноді – по кілька в одній ареолі. Плоди – маленькі соковиті червонуваті ягоди до 0,5 см у діаметрі. Цвіте у квітні – травні й жовтні – листопаді.

Декоративні рослини. Серед рослин цього роду є багато видів із листоподібними пагонами – типовими філокладіями. Багато видів із циліндричними пагонами до двох і більше метрів завдовжки. Рослини характерні для тропічних лісів, де зустрічаються в дуплах або щілинах між корою, деякі види є літофітами. Вважають, що така біоморфа рослин роду є вторинним пристосуванням, що виникло внаслідок повернення рослин до менш аридних умов. Занесені до Червоного списку МСОП.

Selenicereus grandiflorus

Деревна ліана. Пагони зелені, чотиригранні, до 2,5 см у діаметрі та 5 м завдовжки. На одному з боків виростають численні повітряні корені, що функціонують так само, як і у *Hylocereus*. Ребра (4, іноді 5) прямі, низькі. Ареоли з рідкими волосками, містять 7–11 жовтуватого-сірих щетинкоподібних колючок до 1 см завдовжки.

Квітки з довгою квітковою трубкою, до 20 см завдовжки та 20–30 см у діаметрі, відкриті тільки протягом кількох нічних годин. Нижні пелюстки – від світло-коричневих до жовтих, внутрішні – білі. Плоди яйцеподібні, червоні, з коричневими волосками й численними колючками, 8 см завдовжки. Цвіте у травні – червні. Лікарська й декоративна рослина.

Aizoaceae

Faucaria tuberculosa

Кущики з вилягаючими короткими стеблами. Листки м'ясисті, зібрані в розетку із 4–6 пар, розміщених навхрест, до 5 см завдовжки. Адаксіальний бік плоский із більшою або меншою кількістю бородавок, які є епідермальними виростами. Абаксіальний – опуклий, з кілем на верхівці. По краях листової пластинки, а іноді – на її абаксіальній поверхні, розміщені хрящоподібні зубчики, які також є виростами епідермісу.

Квітки поодинокі, із численними пелюстками й тичинками, сидячі, жовті, до 4 см у діаметрі, розкриваються опівдні. Плоди – коробочки до 2 см у діаметрі, спочатку зелені, при дозріванні – світло-коричневі. Цвіте в серпні – вересні.

Декоративна рослина. Рослини цього роду дуже схожі між собою й розрізняються за розмірами й формою листків, а деякі види – за розмірами й кольором квіток.

Lampranthus roseus

Невеличкі кущики з вертикальними, з віком вилягаючими численними пагонами. Листки супротивні, сидячі, циліндричні, сіро-зелені, рівномірно розташовані на стеблі.

Квітки рожеві, до 5 см у діаметрі, з'являються на верхівках пагонів. Плід – коробочка до 1,5 см у діаметрі, спочатку зелена з рожевим відтінком, при дозріванні – коричнева. Цвіте у вересні – жовтні.

Декоративна рослина, яку можна використовувати при формуванні сезонної експозиції із сукулентів у відкритому ґрунті.

Lithops fulviceps

Рослина, що за життєвою формою є кущиком, хоча виглядає як трав'янистий багаторічник. Стебла сильно редуковані. Листки оберненоконусоподібні, попарно зрослі. З віком рослина утворює групу із 6–10 пар листків. Коренева система мичкувата, корені контрактильні. У природі рослина повністю занурена у ґрунт, на поверхні перебуває тільки широка частина конусоподібного листка. На цій частині є "віконця", через які до хлорофілоносної паренхіми надходить світло. Бічна частина листка-конуса, розташована у ґрунті, гладенька й містить хлорофілоносну паренхіму.

Квітки жовті, до 2,5 см у діаметрі, з'являються із щілин між листками. Плід – коробочка. Цвіте в серпні – жовтні.

Декоративна рослина. Зовні літопси нагадують ринь (гальку), тому отримали назву живих камінців. Занесена до Червоного списку МСОП.

Glottiphyllum linguiforme

Маленькі кущики з вилягаючими дихотомічно розгалуженими стеблами. Листки зелені, соковиті, ременеподібні, до 10 см завдовжки та 2 см завширшки, цілокраї, зібрані в розетку.

Квітки з'являються з точки росту, яскраво-жовті, до 6 см у діаметрі. Плід – коробочка.

Декоративна рослина, яку можна використовувати при формуванні сезонної сукулентної експозиції у відкритому ґрунті.

Didiereaceae

Alluaudia procera

Дерева до 20 м заввишки. Стовбур сукулентний, пагони висхідні, галузиться переважно в базальній частині. На пагонах шипи розміщені спірально, 2–2,5 см завдовжки, при основі розширені. Листки попарно розміщені, яйцеподібні до оберненої-цеподібних, сидячі, м'ясисті, 0,7–2,5 см завдовжки, 0,4–1,2 см завширшки. Колючки й листки розташовані на вкорочених пагонах, подібних до ареол у представників родини.

Цвітіння в культурі не помічено. Рослини розвиваються дуже повільно. Придатні переважно для колекцій. Вузький ендемік – о. Мадагаскар.

Didierea trollii

Кущі до 2 м заввишки. Рослина галузиться переважно в базальній частині, гілки довгі, прямостоячі або горизонтальні. Молоді рослини мають плагіотропно направлені пагони, з віком утворюються вертикальні. Листки розміщені по 5, м'ясисті, від лінійних до ланцетоподібних, коротко загострені, 1–2 см завдовжки, 0,3 см завширшки, опадаючі. Колючки й листки розташовані на вкорочених пагонах, подібних до ареол у представників родини Cactaceae.

Цвітіння в культурі не помічено. Рослини розвиваються дуже повільно. Придатні переважно для колекцій.

Portulacaceae

Anacampseros lanceolata

Невеличкі багаторічні трав'янисті рослини до 10 см заввишки. Молоді пагони прямостоячі, з віком вилягають. Листки супротивні, м'ясисті, ланцетні, до 4 см завдовжки, червоно-зелені. Прилистки – у вигляді пучка волосків.

Квітки зібрані в малоквіткові плейохазіальні суцвіття до 15 см заввишки, часто клейстогамні, у сонячну погоду відкриваються на 2–4 год. Квітки рожеві, п'ятичленні. Цвіте у травні – вересні.

Декоративна рослина.

Anacampseros papuacea

Дуже малі за лінійними розмірами трав'янисті рослини. Пагони нечисленні, 5–7 см завдовжки, вилягаючі. Листки яскраво-зелені, 2–3 мм завдовжки, сидячі, повністю закриті великими, до 1 см завдовжки, папероподібними білими прилистками.

Квітки зібрані у верхівкові короткі, не більше 2–3 см завдовжки, малоквіткові (2–3 квітки) плеїохазальні суцвіття. Квітки білі, до 5 мм у діаметрі.

Декоративна рослина для колекцій.

Portulacaria afra

Сильно розгалужений кущик до 1 м заввишки. Пагони розміщені як ортотропно, так і гетеротропно. Листки сидячі, суцільні, м'ясисті, гладенькі, глянцево-зелені, оберненояйцеподібні, до 1,5 см завдовжки, 1–2 см завширшки. Адаксіальний бік листка плоский, абаксіальний – злегка вигнутий. При яскравому освітленні листки набувають жовтуватого кольору з тонкою червоною смужкою по краю.

Квітки непоказні, ніжно-рожеві, 0,1 см у діаметрі. У культурі цвітіння рослин цього виду не помічено.

Декоративна й кормова рослина. Придатна для створення бонсай.

Порядок EUPHORBIALES

Euphorbiaceae

Euphorbia caerulea

Сильно розгалужений кущ із прямостоячими сукулентними пагонами до 1,5 м заввишки. У природі утворює великі зарості. Пагони 4–6-гранні, 3–4 см завтовшки, темно-зелені з голубуватим восковим нальотом, розділені на сегменти. Край сегментів звивисто-горбкуватий із коричневою, а з віком – сірою роговою смугою. Шипи парні, міцні, 0,6–1,2 см завдовжки, темно-коричневі. Листки редуковані до лусочок, з'являються на короткий час і швидко опадають.

Циатії з яскраво-жовтими приквітками, до 5 мм у діаметрі, з'являються на молодих частинах пагонів. Цвіте у квітні – травні.

Кормова (зрізані стебла використовують на корм худобі після того, як із них витече молочний сік), лікарська й декоративна рослина.

E. grandidens

Сукулентне колюче дерево, у природних умовах до 10–16 м заввишки. Стовбур сіро-коричневий, округлий, з ледь вираженими шістьма ребрами, більш-менш численні гілки вертикально направлені. Пагони 3–4-гранні, темно-зелені, 1,2–2 см у діаметрі, деякі відмирають упродовж 2–5 років. Шипи парні, сіро-коричневі, 0,4–0,7 см завдовжки, розміщені на стовбурі й гілках. Листки редуковані до лусочок, з'являються на молодих пагонах і швидко опадають. Циатії зібрані у плейохазії, із жовто-зеленими приквітками, 3–4 мм у діаметрі. Цвіте в лютому – квітні.

Технічна й декоративна рослина.

E. mili

Колючий кущ із сукулентними ортотропно й гетеротропно направленими пагонами. У природі утворює густі зарості. Стебла сіро-зелені з численними гострими колючками, до 2 см завдовжки. Листки чергові, цілокраї, несуккулентні, оберненоланцетні із заокругленою верхівкою, близько 3 см завдовжки, 1,5 см завширшки, під час спокою опадають.

Численні циатії з темно-рожевими приквітками зібрані у щиток. Декоративна рослина. Занесена до Червоного списку МСОП.

E. tirucalli

Дерево 5–9 м заввишки із циліндричними гладенькими яскраво-зеленими сукулентними пагонами 0,5–0,7 см завтовшки. Стовбур із віком укривається сіро-зеленою гладкою корою. Листки 0,6–1,2 см завдовжки, 0,1–0,2 см завширшки, несуккулентні, лінійні або лінійно-ланцетоподібні, присутні тільки на молодих частинах пагона. На старих частинах пагонів залишаються листові сліди у вигляді крапок.

Лікарська, технічна й декоративна рослина. На відміну від більшості представників роду росте швидко. Занесена до Червоного списку МСОП.

Monadenium stapelioides

Кущик до 40 см заввишки з потовщеними коренями. Пагони м'ясисті, молоді – висхідні, з віком – гетеротропні, циліндричні, до 15 см заввишки, близько 2 см у діаметрі, слаборебристі. Ребра (6) спіральні з ромбічними виростами, утвореними за рахунок примордіїв, на верхівках яких є сліди листків. Листки на верхівці пагонів майже ромбічні, 2–3 см завдовжки, 1–2 см завширшки, зі слабовираженим кілем, зелені, злегка потовщені, відпадають у посушливий період.

Суцвіття – зігоморфний циатій, приквітки зеленувато-білі.

Pedilanthus tithymaloides

Кущик із зигзагоподібними, ортотропно направленими стеблами. Листки чергові, сидячі або на коротких черешках, ланцетні, 3–5 см завдовжки, малосукулентні, часто опадають.

Серед молочайних цей рід вирізняється циатіями з рожевими приквітками, повернутими в бік і загостреними, подібними до пташиного дзьоба.

У культурі цвіте рідко. Декоративна рослина.

Порядок SAXIPHRAGALES

Crassulaceae

Aeonium arboreum

Рослина до 2 м заввишки із прямими слабкорозгалуженими стеблами. Листки світло-зелені, оберненоланцетні, край війчастий, 5–8 см завдовжки, близько 2 см завширшки, зібрані в розетку до 20 см у діаметрі. Кожна окрема розетка монокарпічна, її цвітіння спричиняє галуження рослини.

Квітки білі, численні, до 1,5 см у діаметрі, зібрані в густу конічну або напівсферичну волоть. Цвіте у квітні – червні.

Декоративна рослина. Рослини цього роду мають зовні вигляд дерева, але не мають характерного стовбура та їх вік рідко перевищує 15–20 років. Потребує додаткових анатомічних і морфологічних досліджень.

A. tabulaeforme

Трав'яниста монокарпічна рослина. Стебло поодиноке, укорочене, 4–8 см заввишки, на верхівці утворює тарілкоподібну розетку з листків до 50 см у діаметрі. Листки численні, сидячі, оберненоланцетні, трав'янисто-зелені, щільно притиснуті один до одного, край війчастий.

Квітки сірчано-жовті, зібрані у волоть, яка з'являється з точки росту. Цвіте навесні.

Декоративна рослина. У межах роду зустрічаються багаторічні й монокарпічні рослини, деревні й трав'янисті.

Crassula falcata

Кущики із прямостоячими слабкорозгалуженими стеблами, що з віком вилягають, до 1 м завдовжки. Галуження відбувається переважно в базальній частині стебла. Листки м'ясисті, суцільні, сидячі, видовжено-серпоподібні, сірувато-зелені, 7–10 см завдовжки, 3–4 см завширшки, із заокругленим апексом.

Квітки від яскраво- до оранжево-червоних, майже 0,5 см у діаметрі, зібрані у щільні багатоквіткові зонтикоподібні суцвіття до 15–20 см у діаметрі. Цвіте в липні – серпні.

Декоративна рослина.

C. portulaca

Кущ до 2 м заввишки. Більш-менш численні пагони направлені вертикально. Листки блискучі, оберненояйцеподібні, темно-зелені, із червонуватою облямівкою, 3–5 см завдовжки, 2–3 см завширшки, зі слабопомітним черешком, зібрані у верхівкові розетки.

Квітки рожево-білі, широко відкриті, близько 1 см завдовжки, зібрані у волоть, яка більше нагадує щиткоподібне суцвіття.

Декоративна рослина. Рослини цього виду мають цікаве пристосування до природного вегетативного розмноження. Деякі пагони, особливо з нижньої частини куща, починають рости гетеротропно. На вигнутому місці з'являються повітряні корені, які з часом укорінюються. Молоді рослини *C. portulacea* можна формувати як оригінальні солітери, що зовні нагадують бонсай. Останнім часом виділено кілька сортів з оригінальною формою й кольором листків.

C. lycopodioides

Трав'яниста рослина з тонкими вилягаючими пагонами, з віком утворює дернини до 50 см заввишки. Молоді рослини мають ортотропно направлені пагони, що з віком вилягають і мають тенденцію до вкорінення. Листки сидячі, яскраво-зелені, ланцетні, м'ясисті, загострені, до 0,6 см завдовжки та 0,2–0,3 см завширшки при основі, розміщені щільно один біля одного.

Квітки жовто-зелені, майже 0,1 см у діаметрі, зібрані в суцвіття дихазій, розташовані в пазухах листків на молодій частині пагона. Цвіте в лютому – березні.

Декоративна рослина.

Cotyledon ladismithiensis

Компактні розгалужені кущики з вертикально направленими пагонами. Листки черешкові, довгасті, зелені, щільно покриті волосками, із 3–8 червонуватими зубчиками, 2,5–6 см завдовжки, 3 см завширшки, зібрані у верхівкові розетки.

Квітконіс верхівковий, малоквітковий, до 16 см завдовжки. Квітки до 4 см завдовжки, червонуваті, зібрані у суцвіття дихазій. Цвіте у грудні – лютому.

Декоративна рослина.

Echeveria laui

Трав'яниста рослина із частково редукованим стеблом, нерозгалужена. У молодому віці утворює наземну розетку, згодом – гетеротропно направлене стебло. Листки овальної фор-

ми, соковиті, сидячі, голубувато-зелені, з інтенсивним восковим нальотом, близько 6 см завдовжки, 3 см завширшки, зібрані у щільну розетку.

Квітки оранжеві або червоні, з великими чашолиستками, 1,5 см завдовжки, зібрані у просту китицю. Вісь суцвіття, приквіткові листки, чашолистки, так само як і листки, укриті інтенсивним восковим нальотом.

Декоративна рослина.

E. leucotricha

Невисокий кущик із вертикальними слабкорозгалуженими стеблами, що з віком стають вилягаючими. Листки соковиті, сидячі, овальні, загострені, близько 10 см завдовжки, 2–2,5 см завширшки, густо вкриті білими волосками, на верхівці волоски коричневі, зібрані в нещільну розетку.

Квітки кіноварно-червоні, до 2 см завдовжки, зібрані в бічну просту китицю до 30 см заввишки. Вісь суцвіття, приквіткові листки, чашолистки, так само як стебла й листки, мають густе опушення.

Декоративна рослина.

Kalanchoe blossfeldiana

Кущик до 30 см заввишки. Листки черешкові, яйцеподібно-видовжені, до 7 см завдовжки, 4 см завширшки, темно-зелені, блискучі, із червоною смугою по краях.

Квітки червоні, чотиричленні, зібрані у цимозне суцвіття – тирс щиткоподібний. Рослини цього виду вирізняються яскравим і тривалим цвітінням (з березня по червень).

Декоративна й лікарська рослина. Селекція сортів цього виду в Європі проводиться дуже активно понад 40 років. Спочатку з'явилися різнокольорові гібриди – від білого й жовтого до темно-червоного й бузкового. Нині є вже ціла низка гібридів із махровими квітками. Рослини дуже легко розмножуються листовими та стебловими живцями. Отримати квітучі екземпляри не складно, популярність сортів цього виду каланхое дуже висока.

K. beharensis

Слабкорозгалужене дерево. Стебло 1–2 м заввишки, гладеньке (у природних умовах до 6 м заввишки). Листки м'ясисті, супротивні, черешкові, дельтоподібні, близько 20 см завдовжки, 5–10 см завширшки, світло-зелені, зібрані в розетку на верхівці стебла. Край листової пластинки з нерівними зубцями. У старих листків краї загнуті вгору, у молодих – униз. Черешки 3–4 см завдовжки й більше.

Суцвіття бічне, цимозне – тирс китицеподібний, близько 60 см завдовжки. Квітки жовто-зелені, трубчасті, прямостоячі, до 1 см завдовжки. Цвіте в культурі дуже рідко.

Декоративна рослина. У колекціях ботанічних садів більш розповсюджений різновид *K. beharensis* var. *aureo-aeneus*, листки якого з обох боків укриті коричневими волосками.

K. daigremontiana

Трав'яниста рослина, дворічник. Пагони нерозгалужені, прямостоячі, з віком вилягають, до 1 м заввишки. Листки більшість м'ясисті, супротивні, зубчасті, видовжено-трикутні, загострені, до 20 см завдовжки, 2–4 см і більше завширшки. Адаксіальний бік темно-зелений, блискучий, абаксіальний – світло-зелений із червоно-бурим плямистим малюнком. По краю листка між зубчиками утворюються виводкові бруньки (явище, подібне до вівіпарії), за рахунок яких відбувається вегетативне розмноження.

Суцвіття цимозне – тирс китицеподібний, з'являється на верхівці пагона. Після цвітіння завершується малий життєвий цикл рослини. Квітки сіро-фіолетові, звисаючі, трубчасті, трубка віночка до 2 см завдовжки. Цвіте в січні – березні.

Лікарська рослина. З нашого погляду цей вид рослин не є сукулентом у повному розумінні, адже його основна стратегія полягає в максимально швидкому перебігу всіх стадій онтогенезу, у той час як стратегія сукулентів – накопичення води й виживання під час посушливого сезону, як у багаторічних рослин.

K. orgyalis

Кущ із прямостоячими, близько 1 м заввишки стеблами. Листки м'ясисті, супротивні, черешкові, темно-зелені, до 15 см завдовжки, до 8 см завширшки, 0,5 см завтовшки. Листкові пластинки загострено-еліпсоподібні, при основі округло-клино-

подібні, верхівка загострена, край рівний. Стебло й листки рівномірно опушені. На адаксіальному боці листка волоски коричневі, на абаксіальному – білі.

Суцвіття цимозне – тирс китицеподібний. Квітки жовті, прямі, глечикоподібні, до 1 см завдовжки. Цвіте в січні – березні.

Декоративна рослина. З віком з'являється багато повітряних коренів, що, мабуть, свідчить про близькість рослин цього виду до трав'янистих багаторічників.

K pinnata

Трав'яниста малорічна рослина. Стебла прямостоячі, соковиті, до 1,5 м заввишки. Листки супротивні, світло-зелені, черешкові. Нижні листки прості, еліптичні або яйцеподібні, до 8 см завдовжки, верхні – непарнопірчастоскладні, із 3–5 листочками, до 15 см завдовжки. Край листової пластинки городчастий, між зубцями утворюються виводкові бруньки.

Суцвіття верхівкове – малоквіткова волоть до 40 см завдовжки. Квітки звисаючі, рожево-червоні, до 5 см завдовжки, чашечка зросла, зубчаста, світло-зелена, до 3 см завдовжки. Цвіте в лютому – квітні.

Лікарська рослина.

Sedum adolphii

Кущик із нечисленними пагонами, у молодому віці – ортотропними, а з віком – гетеротропними, 30–70 см завдовжки. Листки чергові, оберненоланцетні, сидячі, 3,5 см завдовжки, 0,6 см завтовшки, жовтуватозелені, край червонуватий, більш-менш рівномірно розташовані на пагоні. В апікальній частині пагона листки щільно притиснуті один до одного.

Квітконіс – бічна компактна волоть, утворюється в пазухах стеблових листків, до 5 см у діаметрі. Квітки білі, близько 1 см у діаметрі. Цвіте в лютому – квітні.

Декоративна рослина.

S. bellum

Невелика за розміром трав'яниста рослина, стебла 10–15 см заввишки, вилягаючі. Листки сидячі, соковиті, на кінцях пагонів зібрані в розетки. Листкові пластинки еліптичні, світло-зелені з білим нальотом, 2–3,5 см завдовжки, 0,8–1 см завширшки.

Суцвіття – сплюснений плеїохазій. Квітки білі, близько 1 см у діаметрі, на коротких квітконіжках, широко відкриті. Цвіте в лютому – березні.

Декоративна рослина.

S. rubrotinctum

Невеликий за розміром слабкорозгалужений кущик. Стебла галузяться при основі, 15–20 см завдовжки. У молодій рослини вони ортотропні, рівномірно облиствлені, з віком – вилягаючі. Листки розміщені на молодій частині стебла, сидячі, соковиті, циліндричні, із заокругленими кінчиками, яскраво-зелені, на осонні червоніють, близько 2 см завдовжки, 0,5 см завширшки, 0,4–0,5 см завтовшки.

Суцвіття – верхівкові малоквіткові плеїохазії. Квітки жовті, близько 1 см у діаметрі, широко відкриті. Цвіте у квітні – травні.

Декоративна рослина. Для рослин цього виду характерна втрата листків при найменшому дотику, що є класичним прикладом одного зі способів природного вегетативного розмноження – листковими живцями.

Порядок AMARYLLIDALES

Agavaceae

Agave americana

Рослина із сильно редукованим стеблом, з віком утворює розетку із 20–30 листків до 2–3 м у діаметрі. Корені поверхневі, контрактильні. Як і в більшості рослин класу однодольних, кожен рік утворюються нові корені на 1–2 см вище попередніх, що дозволяє корінню залишатися поверхневим, а рослині – приблизно на тому самому рівні над поверхнею ґрунту.

З віком при основі стебла з'являються більш-менш численні дочірні розетки, що швидко втрачають зв'язок із материнською. Листки стеблообгортні, м'ясисті, лінійно-ланцетоподібні, сіро-зелені, до 1,75 м завдовжки, при основі – до 30 см завширшки,

звужуються в напрямку верхівки. Верхівка з гострим шипом, до 3 см завдовжки. Край виїмчасто-зубчастий, бічні шипи зігнуті, завдовжки 0,8–1,0 см, чорно-коричневі.

Рослина має монокарпічний пагін. У культурі цвіте рідко, але у природі квітконіс, що з'являється з точки росту, досягає 8–10 м заввишки. Численні квітки запилюються комахами, кажанами, птахами. У пазухах квітконіжок, які лишаються незапиленими, виростають бульбоцибулини.

Лікарська й декоративна рослина.

A. attenuata

Одна з небагатьох агав, що має здерев'янілі вилгаючі стебла до 2 м завдовжки та 10 см у діаметрі, з повітряними коренями при основі. Листки видовжено-трикутні, цілокраї, відносно тонкі, м'які, яскраво-зелені, із сизуватим відтінком, 70–90 см завдовжки та 25 см завширшки, зібрані у крупну розетку на верхівці стебла. Молоді розетки з'являються при основі стебла.

Квітконіс 1,5 м заввишки, простий, багатоквітковий. Квітки світло-жовті, до 10 см завдовжки, зібрані у велику китицю до 1 м завдовжки. На верхівці квітконосу утворюються бульбоцибулини. В умовах оранжерей рослини цього виду цвітуть у віці 25–30 років.

Декоративна рослина.

A. geminiflora

Невелика за розміром рослина з коротким, до 10 см заввишки, стеблом, поодиноким або розгалуженим, утворює з віком невелику дернину. Розетки прикореневі, густі, складаються із 100–200 листків. Листки голчасті, темно-зелені, 60–90 см завдовжки, до 0,6 см завширшки, опуклі з обох боків, зі зроговілим краєм, від якого відокремлюються білі закручені нитки. Верхівка листка загострена, шип тригранний, міцний, до 1 см завдовжки.

Декоративна рослина.

A. sisalana

Рослина з редукованим здерев'янілим стеблом і густою розеткою листків. Листки стеблообгортні, гладенькі, жорсткі, видовжено-трикутні, слабкожолобчасті, сіро-зелені, близько 1,5 м

завдовжки, при основі до 8 см завширшки та 3–5 см завтовшки. Шип на верхівці листка маленький, темно-коричневий. З віком рослина утворює столони до 1 м завдовжки.

Квітконіс складний, до 7 м заввишки, у пазухах квітконіжок утворюються численні бульбоцибулини. Квітки понад 6 см завдовжки, жовто-зелені. В оранжереї рослини цього виду цвітуть у віці 30–35 років.

Технічна й декоративна рослина.

A. victoriae-reginae

Одна з найдекоративніших агав, що одержала назву на честь королеви Вікторії з Великої Британії, яка правила країною понад 60 років.

Рослина невелика за розмірами, із сильно редукованим стеблом. Розетки численних листків досягають 50–70 см у діаметрі, здебільшого поодинокі, іноді утворюють кілька бічних пагонів, окремі особини мають столони. Листки 10–30 см завдовжки, 5–7 см завширшки, дуже жорсткі, темно-зелені, з білими косо розміщеними лініями з обох боків. Адаксіальний бік увігнутий, абаксіальний – опуклий, з гострим кілем, по якому, як і по краю листка, проходить світла рогова лінія. Верхівка листка з одним довгим (1,5–3,5 см завдовжки) та одним – двома короткими, міцними чорними бічними шипами.

Декоративна рослина. Одні з найстаріших рослин нашої колекції, що досягли віку понад 80 років.

Asphodelaceae

Aloe arborescens

Кущ до 4 м заввишки з ортотропно направленими пагонами. Корені поверхневі, контрактильні. Листки зібрані в густу розетку, стеблообгортні, сіро-зелені, видовжено-трикутні, різко звужені біля верхівки, до 60 см завдовжки, 5–6 см завширшки при основі. Краї листків зубчасті, зубці білуватого кольору, до 5 мм завдовжки.

Квітконіс простий, до 70 см заввишки. Суцвіття – багатоквіткова китиця до 20 см завдовжки. Квітки яскраво-рожеві до ро-

жево-червоних, біля 4 см завдовжки. Цвіте в умовах наших оранжерей у грудні – січні.

Лікарська рослина, відома під назвою "столітник". Її лікарські властивості вперше були досліджені в Одесі в офтальмологічній клініці під керівництвом В. П. Філатова.

Занесена до Червоного списку рослин Південної Африки.

A. barbadensis (A. vera)

Кущик до 40 см заввишки. З віком рослина утворює невисоке, до 20 см заввишки, стебло й невеличку дернину. Листки зібрані в розетку, що складається з нечисленних (до 15) сіро-зелених ланцетоподібних листків до 50 см завдовжки і близько 7 см завширшки при основі. Молоді листки мають невелику кількість світлих довгастих плям, численніших при основі. У дорослих листків плям немає. Краї листків – із рідко розміщеними зубцями світлого кольору.

Квітконіс простий або розгалужений, до 1 м заввишки, квітки жовто-рожеві, до 3 см завдовжки.

Лікарська й декоративна рослина. Вид потрапив з Європи на Американський континент невдовзі після його відкриття. Із часом було досліджено лікарські властивості рослини й розроблено методику вирощування у відкритому ґрунті.

A. ciliaris

Куш із гетеротропно направленими, рівномірно облиствленими пагонами, галузиться при основі. Пагони довгі, лазячі, до 5 м завдовжки, потребують опори, легко вкорінюються. Листки тонкі, темно-зелені, до 15 см завдовжки та 2 см завширшки при основі. Краї листків зі світлими, м'якими зубцями. Частина листка, що обгортає стебло, має яскраві білі вії часто-відігнуті зубці близько 3 мм завдовжки.

Квітконіс бічний, простий, 15–20 см завдовжки. Квітки зібрані у циліндричну китицю 10–15 см завдовжки. Оцвітина циліндрична, злегка здута при основі, яскраво-червона, близько 0,3 см завдовжки.

Декоративна рослина.

A. ferax

Розеткове дерево до 3 м заввишки. Розетка поодинокі, із численними ланцетоподібними листками до 1 м завдовжки і близько 15 см завширшки при основі. Поверхня та краї листків укриті численними червоно-чорними гострими, міцними шипами.

Квітконіс розгалужений, квітки численні, червоно-оранжеві, зібрані в густі китиці, до 3,5 см завдовжки.

У культурі росте повільно. Унаслідок особливостей будови стебла однодольних рослин у віці понад 30 років стебло частіше нахиляється, і у цьому місці з'являються корені. Рослина або ламається і вкорінюється, або просто вкорінюється. Таким чином рослина омолоджується.

Лікарська й декоративна рослина. Занесена до Червоного списку рослин Південної Африки.

A. saponaria

Кущик зі стеблом до 15 см заввишки. З віком за рахунок підземних стонів, що можуть досягати 1 м завдовжки, утворюється рихла дернина. Утворює розетку із 15–20 листків. Вони зелені, зі світлими, злегка видовженими й опуклими плямами, зібраними в широкі поперечні смуги, 20–30 см завдовжки і до 12 см завширшки при основі, у культурі часто трохи більші. Краї листків виїмчасто-зубчасті, зубці 3–5 мм завдовжки.

Квітконіс розгалужений на пагони першого й другого порядків, високий (до 1 м заввишки). Квітки рожево-оранжеві, до 4 см завдовжки, розширені при основі, зібрані у циліндричні китиці до 10 см завдовжки.

Лікарська й декоративна рослина. Занесена до Червоного списку рослин Південної Африки.

Haworthia attenuata

Багаторічна трав'яниста рослина, що галузиться при основі, із прикореневою розеткою листків. З віком утворює невеликі дернини. Листки в розетці численні (30–40), видовжено-трикутні, різко звужені в апікальній частині, близько 6 см завдовжки та 1 см завширшки при основі. Листки з'являються в точці

росту парами. Адаксіальний бік плоский або злегка опуклий, з дуже маленькими світлими численними бородавками, де іноді можна виділити середню поздовжню лінію. Абаксіальний – опуклий, з більшими за розміром бородавками, зібраними в поперечні смуги.

Квітконіс простий або складний, розгалужений, 60–80 см завдовжки. Квітки зібрані в рідкі китиці близько 20 см завдовжки.

Декоративна рослина. На відміну від більшості сукулентних рослин витримує легке затінення.

H. limifolia

Багаторічна трав'яниста рослина, що галузиться при основі, із прикореневою розеткою листків до 10 см у діаметрі. З віком утворює щільні дернини. Листки численні, темно-зелені до коричнювато-зелених, яйцеподібно-тригранної форми, цілокраї, різко загострені на верхівках, щільно притиснуті один до одного. Поверхня листків має виступаючі світліші поперечні ребра, які є виростами епідермісу. Молоді розетки – із дворядним листкорозміщенням.

Квітконіс простий, невисокий, до 30 см завдовжки, з невеликою китицею білих квіток із рожевим відтінком.

Декоративна рослина. Порівняно з іншими представниками цього роду росте повільно.

H. reinwardtii

Багаторічна рослина, галузиться при основі, з рівномірно облиствленим стеблом. З віком утворює рихлі малорухливі дернини. Стебло до 25 см заввишки, спочатку має ортотропний напрямок росту, з віком – гетеротропний. Листки щільно притиснуті один до одного, зелені, видовжено-трикутні, поступово звужені до м'якої світлої щетинки, близько 3 см завдовжки й до 1 см завширшки при основі, злегка ввігнуті всередину. Адаксіальний бік із малопомітними маленькими білими бородавками, розташованими або у центральній поздовжній лінії, або в кількох поздовжніх лініях, що збігаються біля верхівки листка; абаксіальний – з маловиразним кілем і яскраво-білими бородавками, зібраними в поперечні більш-менш рівномірно розташовані

лінії. Краї листка – також із білими бородавками, що частково зливаються в маленькі гребені.

Квітконіс простий, вилягаючий, до 40 см заввишки. Квітки зібрані в рідку китицю до 20 см завдовжки.

Декоративна рослина.

Dracaenaceae

Dasyllirion glaucophyllum

Поодинокі розеткова рослина з коротким стеблом, до 1 м заввишки. Численні листки зібрані на верхівці стебла у щільну розетку, сизо-зелені, лінійні, 1–1,5 м завдовжки та 2–3 см завширшки, краї зубчасті, зубці міцні, зігнуті й гострі. Верхівки старих листків підсихають і ниткоподібно розщеплюються.

Технічна й декоративна рослина. Вік найстарішого екземпляра нашої колекції – понад 80 років.

Sansevieria grandis

Трав'яниста рослина з підземними або надземними кореневищами, до 60 см завдовжки. Листки – по 3–5 у розетці, еліптичні або широко ланцетоподібні, темно-зелені з червоно-коричневим кантом по краю, 20–60 см завдовжки, 8–15 см завширшки.

Квітки у циліндричному суцвітті, до 1 м заввишки, білі або зеленуваті, запашні, з'являються з точки росту. Цвіте в січні – лютому.

Декоративна рослина. Рослини цього роду мають розетки, кількість листків яких не змінюється протягом усього життєвого циклу, але й не відбувається заміна листків. Після появи квітконосу й відцвітання починається старіння розетки, яке триває кілька років.

S. suffruticosa

Трав'яниста рослина, утворює столони до 30 см завдовжки, до 2 см у діаметрі. Листки (7–18) зібрані в розетки, до 60 см завдовжки, темно-зелені, зі світлими плямами, зібраними в широкі смуги, майже по всій довжині циліндричні, загострені. Столони – із численними редукованими стеблообгортними зеленими листками.

Квітки білі, 2,5–3 см завдовжки, у циліндричному суцвітті, до 35 см заввишки. Цвіте в січні – березні.

Декоративна й технічна рослина.

S. trifasciata

Трав'яниста рослина з короткими підземними кореневищами. Листки зібрані в розетку по 3–5, видовжено-ланцетоподібні із загостреною верхівкою, темно-зелені, з поперечними смугами світлого кольору, до 1,5 м завдовжки та 2,5–7 см завширшки.

Квітки у циліндричному суцвітті, до 40 см завдовжки, білі, запашні. Цвіте у квітні – травні.

Декоративна й технічна рослина.

Підсумки розділу

Наукова цінність колекції полягає в тому, що вона перебуває під контролем учених, які її формують, беручи до уваги систематичний, морфологічний, географічний, декоративний аспекти. Уточнюються ботанічні назви з метою створення еталонної колекції сукулентів, вивчаються особливості їх росту й розвитку, удосконалюється агротехніка. За необхідності рослини з колекції Ботанічного саду можуть бути джерелом репатріації рідкісних і зникаючих видів у місця природного зростання.

У розділі наведено характеристики представників 9 основних родин і 39 родів сукулентних рослин. Зрозуміло, що це далеко не повний перелік видів, що ростуть в оранжереях Ботанічного саду. Життєві форми, морфологічні особливості, а також використання сукулентних рослин проілюстровано прикладами.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Який обсяг колекції сукулентних рослин Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна?

2. Представники яких родин і родів із колекції Ботанічного саду є рідкісними та зникаючими рослинами?

3. Чи можуть рослини, що вирощуються в оранжереях, бути матеріалом для роботи з реінтродукції?

4. Чи є необхідність утримувати тропічні й субтропічні рослини в оранжереях із метою їх використання в навчальному процесі?

5. Чим відрізняються монокарпічні представники родин Agavaceae та Crassulaceae?

6. Назвіть одну або дві можливі причини, з яких рослини родини Didiereaceae є вузькими ендеміками о. Мадагаскар.

7. Чому, з Вашого погляду, представники родини Crassulaceae так широко розповсюджені на різних континентах і мають різноманітні життєві форми?

8. Які життєві форми, на Вашу думку, більш життєздатні в аридному кліматі?

9. Яких сукулентів більше: деревних чи трав'янистих?

ЗАВДАННЯ

1. Розглянути будь-який деревний мезофіт і сукулентну деревну рослину (Cactaceae, Arosupaceae, Euphorbiaceae). За якими морфологічними ознаками вони схожі й відмінні?

2. Розглянути будь-які трав'янисті мезофіт і сукулент (Crasulaceae, Portulacaceae). За якими морфологічними ознаками вони схожі й відмінні?

3. Порівняти пагони рослин родин Cactaceae, Arosupaceae, Euphorbiaceae, Asclepiadaceae. За зовнішніми ознаками знайти між ними спорідненість і відмінність.

4. Розглянути пагін напівдеревної рослини родин Cucurbitaceae або Vitaceae. Виділити трав'янисту частину й річні прирости дерев'янистої частини пагона. Звернути увагу на вусики й листки.

5. Порівняти фасційовані (гребінчасті й потворні форми) і звичайні пагони рослин родини Cactaceae. Виявити різницю між ними.

6. Розглянути пагони представників родини Crassulaceae. Виділити види з деревними і трав'янистими пагонами. Звернути увагу на листкорозміщення у представників родини.

7. Розглянути ареоли представників родини Cactaceae. Звернути увагу на кількість, форму й жорсткість колючок різних видів. Розглянути їх під бінокляром. Зробити припущення про роль різних типів колючок для виживання в аридних умовах.

8. Розглянути під бінокляром листки рослин родин Crassulaceae та Asphodelaceae. Виділити зовнішні захисні пристосування рослин до виживання в аридних умовах. Визначити форму листків.

9. Розглянути під бінокляром листки віконцевих рослин із родин Asphodelaceae та Piperaceae. Зробити поперечний зріз листків. Розглянути особливості мезофілу.

10. Розглянути різні типи прилистків рослин родини Portulacaceae. Чим вони розрізняються та які функції виконують?

11. Розглянути листки й листкоподібні пагони сукулентних рослин. Яка причина такого морфологічного збігу?

12. Розглянути квітки рослин родини *Sactaceae* з різних підродин. За якими морфологічними ознаками вони споріднені й відмінні?

13. Розглянути квітки й суцвіття рослин родини *Crassulaceae*. Виділити захисні пристосування й морфологічні особливості квіток. Охарактеризувати типи суцвіть.

14. Розглянути ціації представників родини *Euphorbiaceae*. Виділити приквітки, чоловічі й жіночі квітки в суцвітті.

15. Знайти плоди рослин родини *Sactaceae*. Визначити тип плодів. Розглянути насіння, охарактеризувати основні морфологічні параметри насінин за допомогою бінокуляра.

16. Розглянути поздовжній і поперечний зрізи листків рослин роду *Aloe*. Знайти алоїнові клітини. Провести спостереження за витіканням вмісту алоїнових клітин.

17. Розглянути наземні цибулини рослин родин *Amaryllidaceae* та *Hyacinthaceae*. Порівняти з підземними цибулинами інших представників *Amaryllidaceae* або цибулею ріпчастою.

18. Із запропонованого асортименту рослин скласти композицію й пояснити свій план її створення.

ЛІТЕРАТУРА

1. Антивирусная активность как биохимическое свойство некоторых представителей семейства толстянковых (Crassulaceae DC.) / А. И. Евтушенко, В. П. Широбоков, Д. Н. Широбокова, В. В. Никитина // Вирусы. Вирусные заболевания. – 1983. – Вып. 2. – С. 69–71.
2. Артюшенко, З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений (Соцветие) / З. Т. Артюшенко, А. А. Федоров. – Л.: Наука, 1979.
3. Артюшенко, З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений (Плод) / З. Т. Артюшенко, А. А. Федоров. – Л.: Наука, 1986.
4. Баглай, К. Порівняльна характеристика життєздатності насіння *Freilea colombiana* (Werd.), *Eriocereus tortuosus* (Forb.) Ricc. та *Melocactus taxonii* (Rose) Gurke при зберіганні в різних умовах / К. Баглай, Н. Нужина // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2006. – Вип. 10. – С. 27–29.
5. Баглай, К. Рослини роду *Astrophytum* Lem. (Cactaceae) у захищеному ґрунті Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна / К. Баглай // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2007. – Вип. 19–21. – С. 32–34.
6. Баглай, К. М. Ріст та розвиток рослин родини Cactaceae Juss. в умовах захищеного ґрунту / К. М. Баглай // Наук. записки Тернопільського нац. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер.: Біологія. – 2007. – № 2 (32). – С. 24–27.
7. Баглай, К. М. Представники родини Cactaceae Juss. як модельні об'єкти для демонстрації явища фасціації / К. М. Баглай // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2009. – Вип. 18. – С. 4–6.
8. Басс, М. М. Новый лечебный препарат – сок каланхоэ / М. М. Басс. – Ташкент: Медицина, 1974.
9. Белоусова, Л. С. Редкие растения мира / Л. С. Белоусова, Л. В. Денисова. – М.: Лесная промышленность, 1983.

10. Белоусова, О. В. Натуралізація *Opuntia* (Tourneff.) Mill. в центральном ґужнобереж'є Крима / О. В. Белоусова, Н. А. Багрикова // Інтродукція рослин. – 1999. – Вип. 3–4. – С. 33–37.
11. Биоморфологія рослин : учеб. посібник / І. Ю. Жмылев, Ю. Е. Алексеев, Е. А. Карпунин, С. А. Баландин. – М.: Ізд. МПУ, 2002.
12. Борисенко, Т. І. Кактуси / Т. І. Борисенко. – К.: Наук. думка, 1986.
13. Ботаніка. Анатомія і морфологія рослин / А. Е. Васильев, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский, Т. І. Серебрякова. – М.: Просвещение, 1978.
14. Бялт, В. В. Очиток, молодило і другіє толстянковіє / В. В. Бялт, В. Н. Гапон, І. М. Васильєва. – М.: АСТ, 2004.
15. Вальтер, Г. Растительность Земного шара. Тропічеськіє і субтропічеськіє зони / Г. Вальтер. – М.: Прогресс, 1968.
16. Вульф, К. В. Міровіє ресурси полезних рослин / К. В. Вульф, О. Ф. Малеева. – Л.: Наука, 1969.
17. Гайдаржи, М. М. Анатомо-морфологічні особливості листка алое за різних умов освітленості / М. М. Гайдаржи // Охорона, вивчення та збагачення рослинного світу. – 1992. – Вип. 19. – С. 84–89.
18. Гайдаржи, М. М. Ритміка росту і розвитку рослин родини кактусових : метод. розробка / М. М. Гайдаржи // Інтродукція рослин. – 1999. – Вип. 3–4. – С. 90–94.
19. Гайдаржи, М. М. Сукулентні рослини / М. М. Гайдаржи, В. В. Нікітіна, К. М. Баглай. – К.: Квіти України, 2002. – Кн. 2.
20. Гайдаржи, М. М. Алое, Гастерія, Гавортія: інтродукція, біологія, екологія / М. М. Гайдаржи. – К.: ВПЦ "Київський ун-т", 2003.
21. Гайдаржи, М. М. Соматичні зміни у сукулентних рослин родини *Asphodelaceae* Juss. в онтогенезі та філогенезі / М. М. Гайдаржи // Вісн. Львівськ. ун-ту. Сер.: Біологія. – 2003. – Вип. 36. – С. 101–107.
22. Гайдаржи, М. М. Репродуктивна стратегія сукулентних рослин родини Асфodelові (*Asphodelaceae* Juss.) / М. М. Гайдаржи // Інтродукція рослин. – 2004. – № 4. – С. 28–34.

23. Гайдаржи, М. Н. Соцветия суккулентных растений семейства *Asphodelaceae* Juss. / М. Н. Гайдаржи // Бот. журн. – 2005. – Т. 90, № 2. – С. 233–243.

24. Гайдаржи, М. М. Колекція сукулентних рослин та її використання в навчальному процесі / М. М. Гайдаржи, В. В. Нікітіна, К. М. Баглай // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2006. – Вип. 10. – С. 6–10.

25. Гайдаржи, М. Життєві форми рослин родини *Sactaceae* / М. Гайдаржи, К. Баглай // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2007. – Вип. 15–17. – С. 77–79.

26. Гайдаржи, М. Генеративний період рослин роду *Agave* L. / М. Гайдаржи, В. Нікітіна // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2007. – Вип. 12. – С. 10–13.

27. Гайдаржи М. М. Життєві форми сукулентних рослин родини *Asteraceae* Dumortier / М. М. Гайдаржи, В. В. Нікітіна // Біолог. вестн. – 2008. – Т. 12, № 1. – С. 54–57.

28. Гайдаржи, М. Класифікація життєвих форм сукулентних рослин / М. Гайдаржи // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2009. – Вип. 18. – С. 10–14.

29. Гатцук, Л. Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения. Проблемы экологической морфологии растений / Л. Е. Гатцук. – М.: Наука, 1976. – С. 55–130.

30. Гогитидзе, С. Д. Алоэ, его препараты и промышленная культура / С. Д. Гогитидзе // Субтропические культуры – 1966. – № 4. – С. 112–123.

31. Горницкая, И. П. Интродукция тропических и субтропических растений, ее теоретические и практические аспекты / И. П. Горницкая. – Донецк: Донбасс, 1995.

32. Жизнь растений : в 6 т. – Л.: Просвещение, 1982. – Т. 5 (Ч. 1, 2), 6 : Цветковые растения.

33. Зуєва, О. А. Анатомо-морфологічні особливості стебла *Cissus tuberosa* Moc. et Sesse ex DC. (*Vitaceae*) при підготовці до посушливого періоду / О. А. Зуєва, Н. В. Нужина, М. М. Гайдаржи // Інтродукція рослин. – 2010. – № 1. – С. 61–65.

34. Исследование содержания лектинов у растений-интродуцентов / В. Ф. Лапчик, Т. В. Юрчишина, В. В. Никитина, М. Н. Гайдаржи // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. – 1989. – Вып. 16. – С. 70–73.

35. Кактуси та інші сукулентні рослини / Д. Н. Широбокова, В. В. Нікітіна, М. М. Гайдаржи, К. М. Баглай. – К.: Українські пропілеї, 2003.

36. Калашник, С. Особливості продихового апарату епідерми сукулентних представників роду *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) / С. Калашник, Н. Нужина, М. Гайдаржи // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2009. – Вип. 18. – С. 47–50/

37. Каталог лікарських рослин ботанічних садів і дендропарків України : довід. посібн. / за ред. А. П. Лебеди. – К.: Академперіодика, 2009.

38. Комарницкий, Н. А. Ботаника. Систематика растений / Н. А. Комарницкий, А. В. Кудряшов, А. А. Уранов. – М.: Просвещение, 1975.

39. Крастыня, Г. Р. Интродукция и изучение растений семейства толстянковых в Ботаническом саду АН Латв. ССР / Г. Р. Крастыня // Ботанические сады Прибалтики. Тепличные растения. – Рига: Зинатне, 1982. – С. 9–35.

40. Лархер, В. Экология растений / В. Лархер. – М.: Мир, 1978.

41. Линней, К. Философия ботаники / К. Линней. – М.: Наука, 1989.

42. Мадагаскар : пер. с англ. / под ред. И. М. Максимова. – М.: Прогресс, 1990.

43. Миркин, Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии / Б. М. Миркин. – М.: Наука, 1985.

44. Михайловская, И. С. Строение растений в связи с условиями жизни / И. С. Михайловская. – М.: Наука, 1964.

45. Муравьева, Д. А. Тропические и субтропические лекарственные растения / Д. А. Муравьева. – М.: Медицина, 1983.

46. Мусієнко, М. М. Екологія. Охорона природи / М. М. Мусієнко, В. В. Серебряков, О. В. Брайон. – К.: Знання, 2002.

47. Мусієнко, М. М. Екологія : тлумачн. словник / М. М. Мусієнко, В. В. Серебряков, О. В. Брайон. – К.: Либідь, 2004.

48. Нечитайло, В. А. Ботаніка. Вищі рослини / В. А. Нечитайло, Л. Ф. Кучерява. – К.: Фітосоціоцентр, 2000.
49. Никитина, В. В. Цветение некоторых представителей рода Каланхоэ (*Kalanchoe* Adans.) в Ботаническом саду им. акад. А. В. Фомина / В. В. Никитина // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. – 1986. – Вып. 13. – С. 56–60.
50. Нікітіна, В. В. Нові надходження в колекцію сукулентних рослин / В. В. Нікітіна // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 1999. – Вип. 2. – С. 51–52.
51. Нікітіна, В. В. Сукулентні рослини / В. В. Нікітіна, М. М. Гайдаржи, К. М. Баглай. – К.: Квіти України, 1999. – Кн. 1.
52. Нікітіна, В. В. Рідкісні та зникаючі види сукулентних рослин у захищеному ґрунті Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фомина / В. В. Нікітіна, М. М. Гайдаржи, К. М. Баглай // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2000. – Вип. 3. – С. 16–19.
53. Нікітіна, В. В. Ріст та розвиток рослин роду Каланхоє (*Kalanchoe* Adans) в умовах захищеного ґрунту / В. В. Нікітіна // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Біологія. – 2000. – Вип. 30. – С. 69–72.
54. Нікітіна, В. В. Морфологічна будова суцвіть у представників роду Каланхоє (*Kalanchoe* Adans.) / В. В. Нікітіна // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2001. – Вип. 4. – С. 40–41.
55. Нікітіна, В. В. Особливості вегетативного розмноження рослин роду Каланхоє (*Kalanchoe* Adans.) у природі та культурі / В. В. Нікітіна // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2002. – Вип. 5. – С. 51–54.
56. Нікітіна, В. В. Насіннєве розмноження рослин роду *Kalanchoe* Adans. (Crassulaceae DC) / В. В. Нікітіна // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2005. – Вип. 9. – С. 43–44.
57. Нікітіна, В. В. Сукулентні представники родин Cucurbitaceae A.L. de Juss. та Vitaceae A.L. de Juss. в колекції Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фомина КНУ / В. В. Нікітіна, М. М. Гайдаржи // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2009. – Вип. 19–21. – С. 171–173.

58. **Нужина, Н.** Анатомічні особливості продигового апарату різних видів роду *Glottiphyllum* N.E.Br. / Н. Нужина, В. Нікітіна // Вісн. Київ. ун-ту. Сер.: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2009. – Вип. 18. – С. 52–54.

59. **Проценко, Д. П.** Анатомія рослин / Д. П. Проценко. – К.: Вища школа, 1973.

60. **Пустыни** / А. Г. Бабаев, И. С. Зонн, Н. Н. Дроздов, З. Г. Фрейкин. – М.: Мысль, 1986.

61. **Русанов, Ф. М.** Метод родовых комплексов в интродукции растений и его дальнейшее развитие / Ф. М. Русанов // Бюл. ГБС АН СССР. – 1971. – Вип. 81. – С. 15–20.

62. **Серебряков, И. Г.** Экологическая морфология растений / И. Г. Серебряков. – М., 1962.

63. **Серебрякова, Т. И.** Некоторые актуальные проблемы экологической морфологии растений / Т. И. Серебрякова // Укр. ботанічн. журн. – 1985. – Т. 42, № 1. – С. 1–8.

64. **Слюсарев, А. А.** Биология с общей генетикой / А. А. Слюсарев. – М.: Медицина, 1970.

65. **Смирнова, Е. С.** Биоморфологические структуры побеговой системы тропических и субтропических цветковых растений в природе и оранжерее / Е. С. Смирнова // Интродукция тропических и субтропических растений. – М.: Наука, 1980. – С. 52–91.

66. **Стратегия ботанических садов по охране растений** : пер. с англ. – М.: Россельхозакадемия, 1994.

67. **Тахтаджян, А. Л.** Система магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, 1987.

68. **Тахтаджян, А. Л.** Флористические области Земли / А. Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, 1978.

69. **Тропічні і субтропічні рослини** : моногр. / кол. авт.; за ред. В. В. Капустяна. – К.: ВПЦ "Київський ун-т", 2005.

70. **Удалова, Р. А.** Агавы, алоэ и другие суккуленты / Р. А. Удалова. – СПб.: Агропромиздат, 1994.

71. **Федоров, А. А.** Атлас по описательной морфологии высших растений (Лист) / А. А. Федоров, З. Т. Артюшенко, М. Э. Кирпичников. – Л.: Наука, 1956.

72. **Федоров, А. А.** Атлас по описательной морфологии высших растений (Стебель, корень) / А. А. Федоров, З. Т. Артюшенко, М. Э. Кирпичников. – Л.: Наука, 1962.

73. **Федоров, А. А.** Атлас по описательной морфологии высших растений (Цветок) / А. А. Федоров, З. Т. Артюшенко. – Л.: Наука, 1975.

74. **Хохряков, А. П.** Соматическая эволюция однодольных / А. П. Хохряков. – М.: Наука, 1975.

75. **Цепкова, Н. Л.** Система толстянковых и основные направления их филогенеза / Н. Л. Цепкова // Материалы 5-го Московского совещания по филогении растений. – М.: Наука, 1976. – С. 190–191.

76. **Эсау, Л.** Анатомия семенных растений : в 2 т. / Л. Эсау. – М.: Мир, 1980. – Т. 2.

77. **Anderson, E. F.** The Cactus family / E. F. Anderson. – Portland, Oregon: Timber Press, 2001.

78. **Backeberg, C.** Das Kaktenlexicon / C. Backeberg. – Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1966.

79. **Bayer, B.** Haworthia revisited / B. Bayer. – Pretoria: Umदाus press, 1999.

80. **Berger, A.** Crassulaceae. Die Natürlichen Pflanzenfamilien / A. Berger. – Leipzig, 1930. – Bd. 18a.

81. **Brummitt, R. K.** Vascular plant families and genera / R. K. Brummitt. – Kew: Royal Botanical Garden, 1992.

82. **Buxbaum, F.** Morphology of cacti: in 3 pt. / F. Buxbaum. – California: Pasadena, 1951–1955.

83. **Court, D.** Succulent Flora of Southern Africa / D. Court. – Rotterdam: Brookfield, 2000.

84. Illustrated Handbook of Succulent Plants. Monocotyledons / U. Eggli. – N.-Y.: Springer, 2001.

85. Illustrated Handbook of Succulent Plants. Aizoaceae A-E / H. E. K. Hartmann. – N.-Y.: Springer, 2001.

86. Illustrated Handbook of Succulent Plants. Dicotyledons / U. Eggli. – N.-Y.: Springer, 2002.

87. Illustrated Handbook of Succulent Plants. Asclepiadaceae / E. Albers, U. Meve. – N.-Y.: Springer, 2002.

88. Illustrated Handbook of Succulent Plants. Crassulaceae / U. Eggli, H. E. K. Hartmann. – N.-Y.: Springer, 2003.

89. **Gaydarzhy, M. M.** Collection of succulents in the sheltered ground of the A.V.Fomin Botanical Garden. A history and current

state. / M. M. Gaydarzhy, V. V. Nikitina, K. M. Baglay // Scripta Horti Botanici Universitatis Vytauti Magni. – 2008. – № 12. – P. 31–51.

90. **Golding, J.** Southern African Plant Red Data Lists / J. Golding. – Pretoria: SABANET, 2002.

91. **Gurdip, S.** History of aridland vegetation and climate: A global perspective / S. Gurdip // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. – 1988. – V. 63, № 2. – P. 159–195.

92. **Jaarsveld, van E. S.** Gasteria of South Africa / E. S. Jaarsveld van. – Cape Town: Fernwood Press, 1994.

93. **Jacobsen, H.** Das Sukkulentenlexicon / H. Jacobsen. – Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1970.

94. **Fuller, D.** Conservation and Commerce of Cacti and Other Succulents / D. Fuller, S. Fitzgerald. – Washington: Traffic, 1987.

95. **Raunkier, C.** The life of Plants and statistical Plant geography / C. Raunkier. – Oxford, 1934.

96. **Rowley, G.** The Illustrated Encyclopedia of Succulents / G. Rowley. – London: Salamander book, 1978.

97. **Watt, J. M.** The medicinal and poisonous plants of southern and eastern Africa / J. M. Watt. – Edinburg – London, 1962.

АЛФАВІТНИЙ ПОКАЖЧИК

- Acalyphoideae* 69
Adenia 17, 40, 67
Adenia glauca 68
Adenium 17, 77, 114
Adenium obesum 78, 104
Aeonium 19, 20, 21, 37, 39
Aeonium arboreum 74, 128
A. decorum 74
A. haworthii 21
A. tabulaeforme 21, 129
Agavaceae 13, 16 17, 81, 99, 134
Agave 18, 20, 21, 31, 41, 53, 81, 99, 100, 106
Agave albicans 19, 106
A. americana 21, 83, 100, 112, 134
A. americana var. marginata 100, 112
A. angustifolia 100
A. attenuata 21, 82, 83, 106, 135
A. cantala 99, 100
A. celsii 82
A. falcata 99
A. filifera 106
A. fourcroydes 99, 100
A. franzosini 82
A. geminiflora 135
A. ixtli 106
A. pumila 82
A. rigida 99
A. sisalana 99, 100, 135
A. stricta 83
A. tequilana 100
A. victoriae-reginae 21, 83, 136
Agavoideae 81
Aizoaceae 8, 13, 14, 17, 62, 123
Aizoideae 63
Alluaudia 65, 66
Alluaudia montagnacii 66
A. dumosa 66
A. procera 125
Alluaudiopsis 65
Aloe 17, 18, 20, 21, 32, 35, 40, 41, 46, 55, 83, 100, 107
Aloe africana 43, 84, 101
A. arborescens 19, 21, 33, 42, 85, 101, 102, 109, 112, 136
A. camperi 33, 112
A. ciliaris 21, 33, 51, 85, 137
A. cryptopoda 102
A. descoingsii 85
A. dorotheae 115
A. ferox 19, 43, 84, 85, 101, 138
A. grandidentata 102
A. harlana 33
A. humilis 21, 26, 33, 51
A. macrocarpa 102
A. marlothii 21, 33, 101, 102
A. melanacantha var. erinacea 115
A. mudenensis 33
A. obscura 85
A. parvula 84
A. pruinosa 42, 102
A. rauhii 84, 85
A. reitzii 102
A. saponaria 19, 26, 33, 50, 51, 84, 85, 101, 138
A. soccotrina 101
A. squarrosa 115

A. thraskii 19
A. vera (*A. barbadensis*) 101, 137
A. x delaetii 101, 102
Aloeaceae 83, 115
Amaryllidaceae 16, 86
Amaryllidales 16, 81, 134
Anacampseros 8, 17, 38, 41, 66
Anacampseros albissima 66
A. karasmontana 50, 67
A. lanceolata 50, 67, 125
A. papyracea 66, 67, 126
A. rufescens 67
A. tomentosa 50, 67
Anacardiaceae 15
Apiales 15
Apocynaceae 15, 17, 50, 77, 104
Aralidaceae 15
Aralidales 15
Argyroderma 29
Ariocarpus agavoides 115
A. fissuratus 93
Armathocereus 60
Artemisia 11
Asclepiadaceae 15, 17, 78
Asclepiadoideae 78
Asparagales 16, 87
Asphodelaceae 8, 16, 17, 50, 83, 100, 136
Asteraceae 16, 17
Asterales 16
Asteranae 16
Astrophytum 37, 43, 44, 106
Astrophytum asterias 115
Astrophytum myriostigma 47, 50, 116
Aylosteria 37

Balsaminaceae 15
Balsaminales 15
Basellaceae 14

Bataceae 14
Batales 14
Beaucarnea 88
Begonia 107
Begoniaceae 14
Begoniales 14
Bergeranthus 64, 65
Blossfeldia 61
Blossfeldia liliputana 62
Bombacaceae 14
Bowiea 85, 90
Bowiea volubilis 20, 46, 48, 85, 86, 103
Brachystelma 78, 79
Brassicaceae 14
Bromeliaceae 16
Bromeliales 16
Brownanthus 62
Bulbine 38
Bursera 17, 74, 75
Bursera fagaroides 75
B. microphylla 23
Burseraceae 15, 17, 74, 103

Cactaceae 8, 13, 14, 17, 50, 58, 91, 116
Calandrinia 66
Calibanus hookeri 22
Callisia 106
Campanulaceae 15
Campanulales 15
Capparales 14
Caralluma 17, 41
Caralluma hesperidum 80
Cariophyllales 14, 58, 116
Carnegiea gigantea 37, 92
Caryophyllidae 13, 14
Caulanthes 17
Celastrales 15
Cephalocereus senilis 116

- Ceraria* 66
Cereoides 59
Cereus 18, 24, 41, 53, 61, 91, 92, 108
Cereus forbesii 19, 47, 106
C. peruvianus 24, 62, 106, 112
C. peruvianus var. *monstrosus* 106, 117
Ceropegia 9, 38, 40, 41, 55, 78, 79
Ceropegia sandersonii 81
C. stapeliaeformis 80, 81
Chenopodiaceae 14
Cissus 17, 18, 76
Cissus bainesii 23, 76, 77
C. crameriana 23
C. juttae 23
C. quadrangularis 19, 20, 76
C. tuberosa 23
Cleistocactus 18
Cleistocactus strausii 19, 62, 117
Commelinaceae 16
Commelinales 16
Commiphora 17, 74, 75, 103
Commiphora abissinica 75
C. opobalsamum 103
Conophytum 29, 41, 46, 51, 62, 64, 65
Consolea rubescens 60
Convolvulaceae 15
Convolvulales 15
Copiapoa 37, 60
Corryocactus 60
Coryphantha maiz-tablasensis 115
C. pycnacantha 1
Cotyledon 73
Cotyledon jacobseniana 23
C. ladismithiensis 130
Cotyledonoideae 72
Crassula 19, 41, 52, 107
Crassula arborescens 19
C. brevifolia 74
C. cordata 32, 51, 74
C. falcata 129
C. lycopodioides 23, 51, 130
C. multicava 32
C. portulacea 74, 104, 129
Crassulaceae 8, 13, 15, 17, 72, 96, 128
Crassuloideae 72
Crotonoideae 69
Cucurbitaceae 14, 17, 68
Cucurbitales 14, 68
Cumarinia odorata 115
Cylindropuntia 18, 60
Cylindropuntia leptocaulis 60
C. tunicata 60
Cynanchum 78
Cynanchum marnierianum 79, 81
Cyphostemma 76
Cyphostemma juttae 115
C. laza 20, 76
Dasyilirion glaucophyllum 106, 112, 140
Decabelone barklei 80
Decaryia 65
Delosperma 65
Dendrosicyos socotrana 68
Didierea 65
Didierea trollii 66, 125
Didiereaceae 13, 14, 17, 65, 125
Dilleniidae 13, 14
Dioscoreaceae 16, 103
Dioscoreales 16
Dischidia 79
Dischidia major (снх. *D. rafflesiana*) 79
Dorstenia 17
Dorstenia foetida 23
D. hildebrandtii 23
Dracaenaceae 8, 16, 87, 102, 140

- Echeveria* 51, 52
Echeveria agavoides 74
E. glauca 109
E. laui 26, 74, 130
E. leucotricha 26, 74, 131
E. setosa 73
Echeverioideae 72
Echidnopsis 17
Echinocactus 23
Echinocactus grusonii 24, 115, 117
Echinocereus 37, 61, 93
Elaeophorbia 69
Encephalocarpus strobiliformis 30
Epiphyllum 25, 106
Epithelantha micromeris 93
Eriocereus martinii 30
Escontria 92
Espostoa lanata 24
Espostoopsis dybowskii 115
Euphorbia 8, 10, 17, 18, 20 24, 32, 40, 41, 55, 69, 89, 95, 107, 108, 114
Euphorbia abissinica 34
E. alpicornis 112, 115
E. balsamifera 95
E. bubalina 34
E. caerulescens 34, 95, 126
E. cameronii 95
E. candelabrum 34
E. cylindrifolia 70
E. decaryi 70, 72, 115
E. dendroides 34
E. grandicornis 34, 72
E. grandidens 127
E. ingens 34
E. lamarkii 34
E. leuconeura 34, 115
E. meloformis 34, 71
E. milii 71, 127
E. milii var. splendens 34, 51, 71
E. monteiri 34, 42, 71
E. neglecta 72
E. nerifolia 34
E. obesa 34, 71, 72
E. pseudocactus 19, 34, 51
E. pteroneura 34
E. stenoclada 34
E. tirucalli 19, 72, 95, 127
E. trigona 34
E. valida 71
Euphorbiaceae 8, 14, 17, 69, 95, 126
Euphorbiales 14, 69, 126
Euphorbioideae 69
Fabales 15
Faucaria 51, 65
Faucaria tuberculosa 123
Fenestraria 64
Fenestraria rhopalophylla 64
Ferocactus 37, 43, 106
Ferocactus glaucescens 118
F. wislizenii 93
Ficus 17
Ficus carica 111
Fouquieriaceae 13, 14
Fouquieriales 14
Frailea colombiana 50
Frithia 64
Frithia pulchra 115
Furcraea 81, 99
Furcraea foetida 99
F. hexapetala 99
F. selloa 83, 106
Gasteria 17, 29, 40, 46, 51, 83, 100
Gasteria acinacifolia 84, 85
G. armstrongii 40, 50, 84, 85
G. carinata 26, 112
G. verrucosa 26
Gentianales 15
Gentiananae 15

- Geraniaceae* 15
Geraniales 15
Gesneriaceae 15
Gibbaeum 29
Glottiphyllum 32, 65
Glottiphyllum linguiforme 124
Gymnocalycium 44

Haemanthus 46, 86
Haemanthus albiflos 44, 46, 48, 86, 89
H. coccineus 86
Haworthia 17, 39, 40, 46, 51, 52, 83
Haworthia attenuata 26, 85, 138
H. limifolia 40, 85, 139
H. reinwardtii 139
H. truncata 28
Hoodia 41
Hoodia gordonii 79
Hoya 38, 78, 79
Hoya australis 81
H. bella 81
Huernia 17, 24, 41, 51, 79
Huernia macrocarpa 81
H. pillansii 81
Hyacinthaceae 16, 85, 103
Hylocereus 24, 61, 92, 93, 109
Hylocereus triangularis 118
H. trigonus 61, 62
Hypertelis 17

Icacinaeae 15
Jatropha 69, 70, 89
Jatropha podagrica 71
Jovibarba 38
Jovibarba sobolifera 38

Kalanchoe 9, 18, 37, 41, 96, 107
Kalanchoe beauverdii 20

K. beharensis 51, 74, 97, 132
K. beharensis var. aureo-aeneus 132
K. blossfeldiana 21, 74, 97, 98, 109, 131
K. crenata 97, 98
K. daigremontiana 51, 52, 96, 97, 98
K. fedtschenkoi 74, 98
K. gastonis-bonnieri 98
K. laciniata 96
K. manginii 32, 51
K. orgyalis 132
K. pinnata 73, 96, 98, 109, 133
K. pubescens 32
K. rhombopilosa 97, 98
K. schimperiana 74
K. somaliensis 21
K. spathulata 96
K. tomentosa 26
K. velutina 51, 97
Kalanchoideae 72
Kedrostis 17, 68
Kedrostis africana 20, 23, 69
Labiatae 15
Lamiales 15
Laminidae 15
Lampranthus 65
Lampranthus roseus 65, 124
Laurus nobilis 111
Leguminosae 15
Lemairocereus 93
Lepismium 62
Leuchtenbergia principis 118
Lewisia 66, 109
Liliidae 16
Liliopsida 13, 16, 17, 81
Lithops 29, 39, 41, 46, 62, 64, 65
Lithops franciscii 115

- L. fulviceps* 115, 124
L. wernerii 114
Lophophora 37, 93, 94
Lophophora diffusa 115
L. williamsii 22, 93, 94, 119

Magnoliophyta 13, 111
Magnoliopsida 13, 17, 58
Magnoliidae 13
Maihuenioidae 59
Malvales 14
Mamillaria 19, 24, 37, 43, 61, 106
Mamillaria albicoma 115
M. bocasana 62, 119
M. duwei 115
M. gasseriana 115
M. hahniana 62
M. microhelix 115
M. prolifera 51, 62
M. rettigiana 115
M. theresae 30
M. zeimanniana 115
Manfreda 81, 99
Matucana 60
Mediocactus 24
Melocactus 30, 31, 61
Melocactus azureus 115
M. conoideus 115
M. maxonii 50, 62, 120
M. oaxacensis 93
Menispermaceae 13
Mesembryanthemoideae
(Aptenioidae) 63
Mesembryanthemum 63
Mila 60
Modecca 67
Molluginaceae 14
Momordica 17, 68
Momordica rostrata 69
Monadenium 17, 24, 41, 69, 70, 89

Monadenium coccineum 71, 72
M. stapelioides 72, 128
Montioideae 66
Moraceae 14, 17
Moringaceae 14
Moringales 14
Myrtillocactus 93
Myrtillocactus geometrizans 120
M. grandiareolatus 93
Myrtus communis 111

Nananthus transvaalensis 64
Neoalsomitra 68
Neoalsomitra podagrica 69
Neochilenia 60
Neowerdermannia vorwerkii 93
Nolina 17, 88, 106
Nolina recurvata 88, 106
Nolinaceae 16, 17, 88
Nopalea cochenillifera 92
Notocactus 44

Obregonia denegrii 115
Oldfieldioideae 69
Opuntia 18, 25, 44, 53, 60, 92,
94, 106, 109
Opuntia ficus-indica 19, 45,
92, 121
O. ficus-indica var. *splendida* 92
O. hernandezii 92
O. inamoena 45, 47, 106
O. leucotricha 25, 93, 106
O. vulgaris 24, 106
Opuntioideae 59
Orchidaceae 17
Orostachys oppositifolius 98
O. spinosus 98
Oroya 60
Oscularia 65
Othonna 17

- Oxalidaceae* 15
Pachyphytum oviferum 73, 74
Pachypodium 17, 20, 40, 77, 104, 108, 114
Pachypodium lamerei 19, 50, 78
P. rosulatum 19
P. succulentum 22, 78
Parodia 29
Parodia sanguiniflora 121
Passifloraceae 14, 17, 67
Pedaliaceae 17
Pedaliium 17
Pedilanthus 69, 70
Pedilanthus tithymaloides 95, 128
Peireskia 30, 44, 92
Peireskia aculeata 20, 93, 106, 121
P. sacharosa 45, 47, 106
Peniocereus 93
Peperomia 107
Peperomia nivalis 27, 28
Pereskioideae 59, 62
Periplocoideae 78
Phyllanthoideae 69
Phyllanthus 69
Phytolaccaceae 14
Piранthus 79
Pilosocereus 30, 61
Pilosocereus piauhyensis 93
Piperaceae 13
Piperales 13
Pleiospilos 65
Plumeria 77
Plumeria rubra 78
Portulacaceae 8, 14, 17, 50, 66, 104, 125
Portulacaria 17, 66
Portulacaria afra 67, 104, 126
Portulaideae 66
Psilocaulon 62
Ranunculales 13
Ranunculidae 13
Rebutia senilis 122
Rhipsalis 18, 25, 62, 106
Rhipsalis cassutha 22
R. cereoides 115
R. crispata 115
R. houlettiana 25, 122
R. pachyptera 25
R. prismatica 62
R. rhombea 25, 62
Rhodiola 37, 38, 98, 109
Rhodiola coccinea 98
R. pinnatifida 98
R. rosea 38, 98
Rhodocactus 30
Rhodocactus grandifolius 19, 59, 62, 106
Roderia 17
Rosidae 13, 15
Rosmarinus officinalis 111
Rosularia 25, 37
Rubiaceae 15
Ruschioideae 63
Rutales 15, 74
Salvia 11
Sansevieria 8, 10, 25, 44, 51, 55, 87
Sansevieria cylindrica 102, 103
S. grandis 25, 87, 140
S. kirkii 87, 88
S. longiflora 102
S. roxburgiana 88
S. senegambica 88
S. suffruticosa 25, 87, 88, 140
S. trifasciata 25, 88, 102, 103, 141
S. zeilanica 87
Saxifragales 15, 72, 128
Schlumbergera 25

- Scrophulariaceae* 15
Scrophulariales 15
Secamonoideae 78
Sedoideae 72
Sedum 20, 38, 51, 96, 98, 109
Sedum acre 38, 98, 109
S. adolphii 133
S. aizoon 98
S. album 98
S. antiquum 38, 39
S. bellum 133
S. caucasicum 98
S. mexicanum 74
S. morganiianum 74
S. rubrotinctum 23, 51, 74, 134
S. telephium 38
Selaginella 11
Selenicereus 30, 61, 93
Selenicereus grandiflorus 22, 94, 106, 123
S. hamatus 106
S. macdonaldiae 61
Sempervivoideae 72
Sempervivum 20, 25, 38, 96, 109
Sempervivum ruthenicum 38, 109
S. tectorum 98
Senecio 17, 107
Senecio fulgens 22
S. rowleyanus 23
Sesuvioideae 63
Sinocrassula yunnanensis 51, 74
Stapelia 17, 24, 41, 51, 52, 78, 79
Stapelia variegata 54, 81
S. grandiflora 80, 81
Stenadenium 69, 70
Stenocereus 93
Synadenium 69, 70, 107
Synadenium grantii 72
Tacitus bellus 74
Talinum 104
Talinum paniculatum 22
Tephrocactus 29, 37, 59, 60
Testudinaria elephantipes 103
Tetragonioideae 63
Thelocactus hastifer 115
Thrixanthocereus 30
Tradescantia 51, 107
Trichocereus 93
Trichocereus pachanoi 93, 94
Trichodiadema 65
Turbincarpus horripilus 115
T. lophophoroides 115
Tylecodon 73
Tylecodon paniculata 73
Umbelliferae 15
Umbilicus 38
Urticaceae 14
Urticales 14
Vatricania 31
Violaceae 14
Violales 14, 67
Vitaceae 14, 15, 17, 76
Vitales 15, 76
Welwitschia 17
Welwitschiaceae 17
Xerosicyos 68
Xerosicyos decaryi 69
Yucca 81
Yuccoideae 68
Zehneria 107
Zygocactus 107
Zygophyllaceae 15

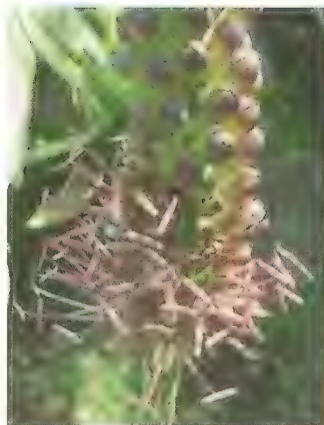
ДОДАТКИ



***Adenium obesum*
*var. multiflorum***



***Aeonium arboreum*
'Atropurpureum'**



Agave celsii



Agave geminiflora



Alluaudia montagnacii



Aloe camperi



Aloe saponaria



Anacampseros papyracea



Ariocarpus trigonus



Astrophytum myriostigma



Aylostera pseudodeminuta



Bursera fagaroides



Caralluma europaea



Cereus forbesii



***Cereus peruvianus*
*var. monstrosus***



Cleistocactus strausii



Crassula cooperi



Crassula deceptor



Crassula falcata



Crassula hemisphaerica



Crassula lycopodioides* var. *purpusii



Echeveria leucotricha



Echeveria nodulosa



***Echinocereus*
blanckii var. *berlandieri***



Echinocereus decumbens



Editheolea grandis



Escobaria nelliae



Euphorbia caerulescens



Euphorbia decaryi



Euphorbia grandidens



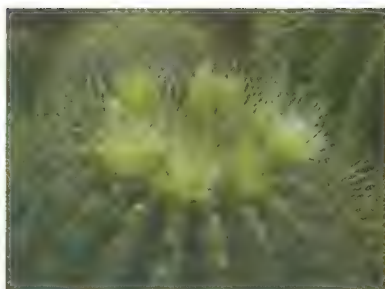
***Euphorbia millii*
var. *splendens***



Euphorbia tirucalli



Faucaria speciosa



Ferocactus glaucescens



Greenovia aurea



Haemanthus albiflos



Haworthia retusa



Hoya diptera



Jatropha podagrica



***Kalanchoe beharensis*
var. *aureo-aeneus***



***Lepidocoryphantha*
*runyonii***



Mamillaria bocasana



Ophthalmophyllum praesectum



Pachypodium lamerei



Piaranthus geminatus* var. *foetidus



Pleiospilos minor



Quiabentia chacoensis



Sansevieria trifasciata



Sedum nussbaumerianum



Sedum rubrotinctum 'Aurora'



Selenicereus grandiflorus



Trichodiadema densum



Мініатюрна композиція
з сукулентів



Фразмент експозиції кактусів тропічного лісу



Фрагмент експозиції рослин родини Crassulaceae



***Фрагмент експозиції сукулентних рослин
Африканського континенту***

Навчальне видання

**ГАЙДАРЖИ Марина Миколаївна
НІКІТИНА Віра Володимирівна
БАГЛАЙ Катерина Михайлівна**

**СУКУЛЕНТНІ РОСЛИНИ
(анатомо-морфологічні особливості,
поширення й використання)**

Навчальний посібник

Редактор Н. М. Земляна

Оригінал-макет виготовлено Видавничо-поліграфічним центром "Київський університет"

Автори несуть повну відповідальність за точність наведених фактів, даних, цитат, прізвищ та ініціалів, інших відомостей



Підписано до друку 14.09.11. Формат 60x84^{1/16}. Вид. № Бс5. Гарнітура Times. Папір офсетний.
Друк офсетний. Наклад 150. Ум. друк. арк. 10,23. Обл.-вид. арк. 11. Зам. № 211-5777.

Видавничо-поліграфічний центр "Київський університет"

01601, Київ, б-р Т.Шевченка, 14, кімн. 43

☎ (38044) 239 32 22; (38044) 239 31 61; тел./факс (38044) 239 31 28

E-mail: vpc@univ.kiev.ua

Свідоцтво внесено до Державного реєстру ДК № 1103 від 31.10.02.



Автори закінчили біологічний факультет Київського національного університету імені Тараса Шевченка; є науковими співробітниками Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна ННЦ «Інститут біології» цього університету і кураторами колекції сукулентних рослин, об'єм якої становить понад 2500 тис. видів і внутрішньовидових таксонів з 38 родин.

Їх наукові інтереси пов'язані з біоморфологією, екологічною анатомією, біологією розвитку, розмноженням і культивуванням сукулентів.

Гайдаржи Марина Миколаївна, доктор біологічних наук, має понад 160 наукових і науково-популярних праць у тому числі 12 монографій, книг, брошур та довідникових видань.

Нікітіна Віра Володимирівна, кандидат біологічних наук, має близько 120 наукових і науково-популярних праць у тому числі 11 монографій, книг, брошур та довідникових видань.

Баглай Катерина Михайлівна, кандидат біологічних наук, має понад 60 наукових і науково-популярних праць у тому числі 8 монографій, книг, брошур та довідникових видань.



COCKNEY THE POETRY OF THE CITY